

Max Rubner

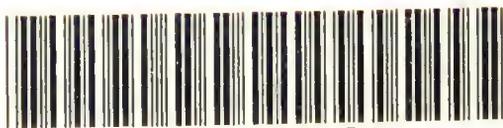
# Kraft und Stoff im Haushalte der Natur

Akademische  
Verlagsgesellschaft m. b. H.  
Leipzig

*Presented to  
University College.  
London.*

*by*

*Professor A. V. Hill.*



22500468909

Med

K10460



# Kraft und Stoff

## im Haushalte der Natur

---

Von

Geheimrat Prof. Dr. **Max Rubner**



LEIPZIG

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

1909

Published May 10, 1909.

Privilege of Copyright in the United States reserved under the Act approved March 3, 1905 by Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Col.	WelMO.nec
Col.	
No.	97

12197 f31

32355

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

# Inhalt.

---

	Seite
I. Philosophie und Naturwissenschaft . . .	1—11
II. Niedergang der Lehre von der Lebenskraft	11—23
III. Das Gesetz der Erhaltung der Kraft im Organismus . . . . . , . . .	23—29
IV. Die Beziehungen von Materie und Energie zur lebenden Substanz . . . . .	29—33
V. Die Ernährung als Äußerung aktiven Lebens und die materielle Funktion der lebenden Substanz . . . . .	33—45
VI. Die Isodynamie der organischen Nährstoffe	45—54
VII. Der Kreisprozeß des Kraftwechsels und die materielle Funktion der Lebenssubstanz	54—62
VIII. Funktionelle Akkommodationen . . . .	62—77
IX. Energetische und fermentative Vorgänge	77—85
X. Die Unitätshypothese des Energiever- brauchs . . . . .	85—96
XI. Materielle und energetische Prozesse beim Wachstum . . . . .	97—120
XII. Das energetische Gesetz der Begrenzung des Wachstums und der Lebensdauer . .	120—147
XIII. Beziehungen dieser Gesetze zu den Lebens- erscheinungen im Allgemeinen . . . .	147—166
XIV. Schlußbetrachtungen . . . . .	167—181

---



## I.

### **Philosophie und Naturwissenschaft.**

Der Drang, das Wesen der Lebenserscheinungen zu erkennen, hat den Gelehrten aller Zeiten ein Feld unerschöpflicher Gedankenarbeit geboten; am Mikrokosmos haben sie sich nicht minder, wie am Makrokosmos versucht und beide zu einer einheitlichen Weltanschauung zu verbinden erstrebt. Die Philosophie will zu den höchsten und allgemeinsten Fragen durchdringen, als Universalwissenschaft alles Geschehen umfassend, das Weltganze verständlich machen.

Den zahlreichen philosophischen Systemen haben vor allem die Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Seele und Leib ihre besondere Farbe verliehen. So stehen dem Rationalismus, Dogmatismus, Spiritualismus einerseits der Empirismus, Skeptizismus, Materialismus anderseits als Extrem der verschiedenartigen Weltauffassung gegenüber. Was auch immer der fernere Entwicklungsgang der philosophischen Bestrebungen sein mag, eines ist sicher, kein philosophisches System kann unbekümmert um die moderne Naturwissenschaft seinen Weg gehen. Die Geschichte der Philosophie lehrt geradezu die Unfruchtbarkeit solcher Versuche. Die weitausgreifenden Spekulationen, wie sie im Gefolge der Kantschen

Erkenntnislehre sich entwickelt hatten, der Ersatz der induktiven Forschung durch die spekulative Dynamik hatten auf Physiologie und Pathologie einen übeln Einfluß. Die Schellingsche Naturphilosophie hat jahrzehntelang schwer auf der Naturwissenschaft gelastet, den Boden nüchterner Beobachtung untergraben, die Herrschaft leerer Phrasen auf den Thron erhoben. Trotz alledem kehrt der Versuch wieder, ähnliche Gedankenrichtungen neu zu beleben.

„Die Philosophie“, so kann man neuerdings hören, „steht über der Erfahrung und kann aus ihr gar nichts lernen, was sie nicht aus sich selbst, aus der Idee des Weltganzen selbständig heraus ableiten könnte.“ (K. C. Schneider, Ursprung u. Wesen des Menschen, S. 119.) Sie ist nicht im geringsten Knecht der Erfahrungswissenschaft, sondern selbstherrlich und die Erfahrung hat sich ihr zu fügen, wie dies von Hegel bereits erkannt wurde.“ „Es wird sich zeigen, daß die Philosophie die Leiterin der Wissenschaft ist.“ Wie diese Art des Philosophierens die Rätsel löst, dafür genügen wenige Sätze. In der Schöpfungsgeschichte soll bereits die Grundidee dieses „Systems“ sich manifestieren. Die Woche hat sieben Tage, Sieben ist eine heilige Zahl. „Das erklärt sich ohne weiteres aus der siebendimensionalen Welt. Neben dem dreidimensionalen Raum, wird Zeit das Subjekt, das Ich und die Idee als weitere Steigerung der Dimensionen zugrunde gelegt. Ziel ist das Wesen der siebendimensionalen Welt. Wer am Ziel ist, hat das Wesen der siebendimensionalen Welt aus-

gemessen. Mehr als sieben Dimensionen kann es nicht geben, weil jenseits des Zieles nichts mehr sein kann.“

Wenn es richtig ist, daß für die Philosophie dieser Art die Erfahrungswissenschaft nicht nötig sei, so kann man ebenso bestimmt sagen, die Naturwissenschaft ihrerseits kann über solche Ergebnisse des Denkens ruhig zur Tagesordnung übergehen.

Wenn trotz der Lehren der Geschichte in Hochmut verkündet wird, die Philosophie habe von der Naturwissenschaft nichts zu lernen, so bleibt es eine unverwischbare Tatsache, daß auch ein solcher Philosoph nur ein Kind seiner Zeit ist und mit den Anschauungen operieren muß, die seine von dem allgemeinen Kulturzustand bedingte Erziehung und Erfahrung ihm übermittelt hat. Die Philosophie kann für ihre spekulative Betrachtung die biologische Erkenntnis nicht missen und vor allem die experimentelle Forschung nie überflüssig machen.

Dem Naturforscher bleibt sein Weg klar vorge-schrieben, er hat durch Sinneswahrnehmung und durch die Hilfsmittel der experimentellen Wissenschaft die Kenntnisse des wirklichen Geschehens zu erweitern, das Beobachtete kritisch zu sichten und logisch zu ordnen, zu Theorien und Hypothesen zu formen. Auch er gelangt schließlich über die ursprünglich wahrnehmbaren Objekte und Erscheinungen hinaus (man denke an die in Chemie und Physik herrschenden Theorien über Strukturchemie, das Wesen der Wärme, der Elektrizität, des Lichts usw.), gewinnt aber durch das Experiment die Fähigkeit, seine Annahmen auf die

Berechtigung ihrer Verallgemeinerung zu prüfen. So gelangt man in den einzelnen Gebieten zu Hypothesen, die sich nicht anmaßen, ewig und unvergänglich zu sein, die es uns erleichtern, Erkanntes zusammenzufassen und in ein System ursächlich verknüpfter Erscheinungen zu ordnen.

Der Naturforscher begrenzt meist freiwillig sein Urteilsgebiet, wenn er bestrebt ist, Theorien und Hypothesen dem jeweiligen Erfahrungsschatze anzupassen. Er sucht aber auf diesem Wege der Erkenntnis der Dinge immer näherzukommen, und je mehr durchforscht das Gebiet wird, aus um so zahlreicheren Tatsachen können wir die Eigenschaften der der Forschung noch unzugänglichen Ursachen ableiten und präzisieren. Wie weit die Grenzen unseres Erkennens einstmals reichen werden, können wir nicht sagen.

Diejenigen, die deshalb von einer Ohnmacht der Naturwissenschaften sprechen, weil sie uns das, was wir heute die letzten Rätsel heißen, nicht löst, und diejenigen, die an der Möglichkeit solcher Erkenntnis verzweifeln, sind beide übel beraten. Unser Wissen von vielen Dingen geht heute allerdings nicht restlos auf.

Aber wie kurz ist erst die Periode naturwissenschaftlicher Forschung überhaupt. Und doch hat mit jedem Jahre sich die Masse „des Unerklärlichen“ vermindert und so wird es auch in Zukunft sein. Keiner vermag vorauszusagen, was der nächste Tag uns bringt und wie rasch oder wie langsam der Gang der Erkenntnis sein wird. Immer wieder drängt die menschliche Ungeduld, die in

kurzem Erdenwallen alle Früchte reifen sehen will, nach den letzten Zielen der Erkenntnis; in ungewollter Überschätzung eigener Kraft versucht ein Kühner sich im Gedankenflug über die zu heben, die im Bewußtsein menschlicher Begrenzung nur ein Stückwerk zur Erkenntnis beizutragen sich berufen fühlen, und den Schleier der Natur mit Gewalt zu heben. Ein Ikarusflug.

Auch ein arbeitsames Gelehrtenleben kommt nur schrittweise vorwärts, aber die Zahl rastloser Mitarbeiter auf dem Gebiete der Naturwissenschaft ist eine gewaltige Macht, der sich die Tore des Geheimnisvollen dereinst werden öffnen müssen. Was unserer Generation noch vorbehalten bleibt, fällt der nächsten vielleicht anscheinend mühelos in den Schoß. Wir dürfen an unsere Zukunft glauben. Die schwierigste Arbeit in der Naturerkenntnis ist vielleicht dem Biologen zugefallen, da er die Lebenserscheinungen im weitesten Sinne, also auch die Geistestätigkeit erforschen soll. Für die Biologie gilt heute das gleiche, wie für die übrigen Naturwissenschaften: sie können keinen anderen Pfad, als den der experimentellen Forschung als zulässig anerkennen. Die Biologie als Wissenschaft ist noch viel jünger als die verwandten Disziplinen und doch erlaubt sie uns, in die Welt des Lebenden einen tieferen Blick zu tun, als in Jahrtausenden vordem die Menschheit hat erreichen können. Die biologische Welt ist so unendlich groß. Land und Meer, Berg und Tal, Tropen und arktische Zonen bieten in Fauna und Flora ein form- und farbenreiches Bild, einfache und abenteuerliche Formen, Wesen,

die noch unter der mikroskopischen Grenze liegen, aber sich sonst als Lebendes verraten, und Formen ins Gigantische getrieben. Überall Leben und überall die Umbildungsfähigkeit und das Walten eines Entwicklungsprinzipes, das den verschiedensten klimatischen Eigentümlichkeiten der Gegenwart, wie älterer Perioden der Erde gerecht geworden ist. Die Lebewesen haben in den Hunderttausenden von Jahren, die das Antlitz der Erde zum Altern brachten, sich jung erhalten und vervollkommenet. In ihnen ist die Erinnerung an uralte geologische Perioden in ihrer ontogenetischen Entwicklung wach geblieben. War es nicht eine gewaltige Aufgabe, die Lebensformen der ältesten Erdperioden und unserer heutigen Welt in ein einheitliches System zu fassen, die Entwicklungsreihen und Entwicklungsmöglichkeiten und Gesetze in Tier- und Pflanzenwelt uns vor Augen zu führen, ist es nicht ein Stolz, zu sehen, wie das Fortpflanzungs-, Entwicklungs- und Vererbungsproblem sich von Jahr zu Jahr vertieft und klärt?

Hat nicht die Wissenschaft uns gezeigt, daß die Substanzen, denen Leben innewohnt, im wesentlichen überall die gleichen sind, daß die Bausteine des Belebten in der äußerlich so ungleich beschaffenen Nahrung in den gleichen Typen wiederkehren, und bietet nicht etwa die moderne Psychologie und Gehirnphysiologie den bedeutungsvollen Anfang methodischer Bearbeitung auch dieser kompliziertesten Prozesse?

II.

**Niedergang der Lehre von der Lebenskraft.**

Dem Reiche des Toten und Unbelebten steht das Leben in scheinbar unvermitteltem Gegensatz gegenüber; als ewiges *πάντα ἔει* in der starren unbelebten Umgebung. Nahrungsmaterial fließt Tier und Pflanzen zu, totes Material wird lebend, wächst, formt sich, Gleiches aus Gleichem bildend, die unbekannte Gewalt zeugt die Einzelligen, wie die kompliziertesten Geschöpfe, Wesen mit einfachstem Sinnesleben und den Menschen mit seinem Geiste, der die Welt um sich her begreifen will. Und das Lebende sinkt wieder ins Unbelebte zurück; nach kurzer Dauer tritt der Tod an den Organismus heran, ohne daß unser Auge erkennt, was dem Leben entrissen wird, um es der übrigen Welt wieder einzufügen.

Der ewige Kreislauf von Werden und Vergehen schien dem forschenden Geist als etwas Übernatürliches, obschon er sich in der Natur nur als vorübergehende Erscheinung der Materie vollzieht.

Wer die Welt begreifen will, muß das Leben verstehen lernen. Wer über den Tod die Herrschaft gewinnen will, müßte wissen, was Leben ist.

Noch ein zweites Problem birgt das Leben, eines, was gerade für den Menschen im engsten Sinne bedeutungsvoll erscheint, die Beziehung von Seele und Leib. Um diese Dualität bewegen sich fast alle Systeme der Erklärung des Lebens, und

auch heute ist diese Frage der Angelpunkt des philosophischen Denkens.

Die Versuche, die Erscheinungen des Lebens zu verstehen und sie mit den übrigen Naturerscheinungen in Vergleich zu stellen und als Naturerscheinungen überhaupt zu betrachten, haben außerordentlich viel Mühe und Scharfsinn gekostet, ja die Geschichte der Lebensforschung ist ein markantes Beispiel dafür, wie unrichtig es ist, alles was zurzeit in seinen Einzelheiten unverständlich ist, mystischen Kräften zuzuschreiben.

Jahrtausende hindurch hat die Menschheit keinen Weg gefunden, dem Rätsel des Lebens näherzukommen. Die griechischen Philosophen und Ärzte erklärten sich das Leben durch das Eindringen des Pneuma in den sonst toten Körper. Im Mittelalter, ja bis in die Neuzeit herauf, hat man die Dualität nur unter anderen Namen als sie im Altertum üblich waren, festgehalten. Nach Paracelsus sollte das Wesen des Körpers nicht in seinen Grundstoffen (Salz, Schwefel, Quecksilber), liegen, sondern in dem Astrum oder Archäus, dem geistigen Element, das sich mit ersterem verbindet; van Helmont läßt den Archäus influus im Körper über den an die Materie gebundenen Archäus insitus herrschen. Stahl nennt das belebende Prinzip die Anima.

Es bedeutete durchaus keinen Fortschritt, als Mitte des 18. Jahrhunderts vor allem durch die Schule von Montpellier in Frankreich die Lehre des Vitalismus verbreitet wurde. Ein Schlagwort ohne bestimmten Inhalt, das jahrzehntelang in der biologischen Wissenschaft herrschte und die Ent-

wicklung derselben gehindert hat. Die Lehre fand auch in Deutschland ihren Eingang und hat in ihren Ausläufern sich bis Mitte des 19. Jahrhunderts erhalten, ja wenn man will, kann man ihre Spuren noch heute finden.

Die Versuche einer physikalisch-chemischen Erklärung des Lebensprozesses wurden verworfen, über den natürlichen Vorgängen stand alles beherrschend, die Lebenskraft, die Force hypermécanique. Sie war die Ursache alles Geschehens, des Auftretens des Lebens überhaupt und aller spezifischen Lebensäußerungen während der ganzen Dauer der individuellen Existenz.

Fiel auch das erste Auftreten der Lehre der Lebenskraft in die Erstlingsperiode naturwissenschaftlicher Forschung, so ist es doch immerhin befremdend, daß die im letzten Viertel des 18. Jahrhunderts gewonnene Erkenntnis der Luftzusammensetzung, der Nachweis der Beziehung des Sauerstoffs zur Atmung, die Rolle des letzteren bei der Verbrennung, kurz alle Entdeckungen der Periode, die sich an den Namen Lavoisiers angliedern, so wenig Einfluß auf die Inangriffnahme experimenteller Prüfung der biologischen Vorgänge geübt haben, zu denen doch schließlich auch die Philosophie des Materialismus eines de la Mettrie und Holbach hätte führen sollen.

Trotz alledem blieb der Vitalismus in seiner übelsten Form einfachster Spekulation die herrschende Theorie für die nächsten Jahrzehnte.

Unter der Lebenskraft stellte man sich keineswegs etwas scharf Bestimmtes, Definiertes vor; die

einzelnen Autoren verschiedener Perioden machten sich ganz verschiedene Vorstellungen.

Reil läßt neben der grobsinnlichen Materie, die man chemisch wahrnehmen kann, die Lebenskraft als feinen, unbekanntem Stoff auftreten, der die grobsinnliche Materie durchdringt und belebt. Andere sahen in der Lebenskraft etwas Ähnliches wie Sauerstoff, andere einen Vorgang ähnlich dem Galvanismus. Am schärfsten und prägnantesten ist durch Autenrieth die Besonderheit der Lebenskraft ausgedrückt worden, als „einer von der Materie ablösbaren, selbständig existierenden Kraft“. Von der Art dieser Kraft hatte man aber keine Vorstellung, denn man definierte sie als „die unbekannte Ursache der Erscheinungen“. Alle Erscheinungen des Lebens ordnete diese absolut jedem Verhältnis entzogene Kraft. (S. Lotze, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. I. S. XIX, 1842.)

Besonders bemerkenswert sind die Anschauungen über die Wirkungen der Lebenskraft in Beziehung zu chemischen und physikalischen Prozessen. Die Lebenskraft sollte alle physikalischen Prozesse anders verlaufen lassen als in der unbelebten Welt. Die sogenannten toten Kräfte, wie Schwere, Elastizität, Anziehung usw. sollten im tierischen Organismus eigenartig verändert sein, chemische Prozesse ganz anders ablaufen, als in der anorganischen Welt. Vor dem Leben also machten alle Erfahrungen chemischer und physikalischer Natur Halt. Der „unerklärliche Rest“ umfaßte damals die gesamten Lebenserscheinungen.

Nirgendwo glaubte man in der unbelebten Welt

auch nur im entferntesten ähnliche Erscheinungen zu finden, wie hier auf dem Gebiete des Lebenden.

Das Lebende war eine Welt für sich. Hier schien alles, was man von den Eigenschaften der Stoffe wußte, ein Ende zu nehmen. Die verschiedenen Äußerungen der Lebewesen nach außen hin, ihr inneres Funktionieren, soweit man von ihnen wußte, schienen fremd; die Bildung der Zellen gab Anlaß zur Annahme hypothetischer, spezifischer zielbewußter „Kräfte“. Der Bekämpfung dieses Vitalismus stand vor allem der Mangel des Sinnes für experimentelle Arbeit, der durch die Naturphilosophie herbeigeführt worden war, hinderlich entgegen, jene unglückselige Lehre, die mit ihrer von der Beobachtung ganz und gar losgelösten Spekulation aus sich heraus alles erklären zu können glaubte. Wie nachteilig der Einfluß Schellings und Hegels auf die Entwicklung der experimentellen Forschung waren, ist bekannt. Sollte die Erkenntnis fortschreiten, so handelte es sich darum, diese selbstgefällige Spekulation, die aus dem Menschenhirn heraus der Natur die Wege wies, zu überwinden. Als das Experiment in seine Rechte eingesetzt wurde, konnte Stück für Stück der „Lebenskraft“ abgerungen werden.

Es war vor allem Johannes Müller, der durch seinen universellen Geist die Wege des Experimentes umfassender noch, kann man sagen, gezeigt hat, als die Epigonen zu nützen verstanden!

Die Chemie trat in ihre Rechte. Von dem Tage ab, an welchem Wöhler den Harnstoff synthetisch darstellte, war es zu Ende mit der Lehre, daß

der Organismus seine eigenartigen Stoffe nur selbst aufbauen könne; als Justus von Liebig die Beschaffenheit der Nahrungsmittel und der Körperstoffe zergliederte, fiel die bis dahin undurchdringliche Mauer, die den Leib außerhalb chemischer Prozesse stellte. Die weitere Entwicklung der physiologischen Chemie hat ihr übriges getan, den Irrwahn des Vitalismus auf diesem Gebiete zu zerstören. Das Gesetz der Erhaltung des Stoffes hat siegreich sich in der organischen Welt seinen Platz erobert.

Weber, Ludwig, Helmholtz, Magendie, Cl. Bernard, Du Bois Reymond unternahmen es, die physikalischen Methoden auf den Tierkörper anzuwenden, und brachten den Beweis, daß die von ihnen untersuchten Gebiete sich den allgemeinen Gesetzen der Physik einfügen lassen. Es ist eine Irrlehre, daß die physikalischen Vorgänge im Organismus entgegen den Gesetzen der anorganischen Natur verlaufen. Es bestehen nur häufig Schwierigkeiten, die Bedingungen des Organismus so zu gestalten, daß sie einer physikalischen Experimentaluntersuchung unterzogen werden können.

Auch die Formbildung der Tiere und Pflanzen galt als unerfaßliches Rätsel; es liegt hier sogar bei dem naheliegenden Vergleich der Lebensformen und der ordnenden Anziehungen in den Kristallen der merkwürdige Fall vor, daß man für Kristallformen noch im 19. Jahrhundert eine besondere „organische“ Kraft annahm. (Fock, Einleitung in die chemische Kristallographie, Leipzig 1883.) Kein Wunder also, daß man bei den Lebewesen so lange

Zeit von der Möglichkeit vitalistischer Kräfte nicht lassen wollte. Ich meine, man geht auch viel zu weit, wenn man heute noch jede Formgebung den Anlagen zuschreibt. Der von O. Hertwig und anderen betonte Einfluß der Außenwelt und Umgebung auf die Formbildung trifft zweifellos in vielen, vielleicht in mehr Fällen zu, als wir jetzt noch annehmen. Weitgehende Analogien der Lebensformen mit der Formbildung im unbelebten Material bringen die neueren Mitteilungen O. Lehmanns über flüssige Kristalle (Flüssige Kristalle, Leipzig 1904), in denen die ordnenden Kräfte so schwach sind, daß leicht Deformationen eintreten können, welche verschiedenartige Bewegungszustände, Teilung, Verschmelzung usw., kurzum eine Reihe von Erscheinungen zeigen, die uns in überraschender Weise an belebtes Material erinnern. Auf die weiteren Analogien anorganischer und organisierter Formen kann ich hier nicht eingehen. (S. Krompecher, Kristallisation, Fermentation, Zelle und Leben, Wiesbaden 1907, S. 1—42.)

Der Vitalismus leugnete überhaupt das originäre Auftreten der in der Außenwelt bekannten Kraftformen im Lebenden. Aber auch viele Vertreter der experimentellen Lebensforschung waren sich bis über die Mitte des 19. Jahrhunderts hinaus über die Frage, ob alle Kraftäußerungen der Tiere und ihre Wärmebildung vollkommen und ohne Rest nach physikalischen Gesetzen zu erklären seien, im unklaren.

In dem Organismus kommen ja so viele Kraftäußerungen vor, daß deren innerer Zusammenhang nicht ohne weiteres verständlich war: Strömungen

in den Zellen, die Blutbewegung, Bewegung einzelner Zellen, wie der weißen Blutzellen, die Flimmerbewegungen, Kontraktionserscheinungen glatter und quergestreifter Muskeln; außerdem gab es vielfache Quellen der Wärme, wie die bei den Kontraktionen, bei der Quellung und Entquellung, ferner elektrische Kräfte.

Wenn Lavoisier bewiesen zu haben glaubte, daß aus der bei der Respiration durch die Oxydation des Kohlenstoffs verlaufenden Verbrennung die tierische Wärme zum großen Teil abzuleiten sei (Lavoisier und Laplace, Ostwalds Klassiker, Nr. 40, S. 54), so war nichts darüber ausgesagt, woher die Muskelkraft, verschiedene andere Wärmeformen oder elektrische Kräfte ihren Ursprung nahmen, ja, die Verbrennungshypothese Lavoisiers wurde nicht einmal allgemein angenommen. Peart ließ das Phlogiston der Nerven und den Äther des Blutes sich vereinigen und Wärme bilden, de la Rive glaubte in der Nervenelektrizität eine Wärmequelle zu finden, Chossat in der Nerventätigkeit, Buntzen in der Reizung der Muskeln. Depretz, der 1823 eine Preisaufgabe der Pariser Akademie über die Quellen der tierischen Wärme gelöst hatte, aber keine befriedigende Übereinstimmung zwischen der aus den Nahrungsstoffen zu erwartenden und der durch ein Tier gelieferten fand — ebensowenig wie Dulong —, tröstete sich über den Mißerfolg mit der Annahme, daß eben die Affinitäten der Elemente im Organismus unter dem Einfluß der Lebenskraft ständen, die auf sie zu wirken vermöchte. Die Experimente Dulong und Depretz' können also

weder, was die zahlenmäßigen Ergebnisse noch die Schlußfolgerungen dieser Gelehrten selbst anlangt, als eine Grundlage für die Lehre der Entstehung der tierischen Wärme angesehen werden, wie dies so oft späterhin behauptet worden ist. Erst viel später wurde das Wesen und die inneren Beziehungen der verschiedenen Kräfteformen erkannt und die Grundlage zu einer einheitlichen Auffassung auch dieses Teils biologischer Erscheinungen gegeben.

Es war im Jahre 1842, als J. R. Mayer das Gesetz der Erhaltung der Kraft formulierte, ein Gedanke, der aber erst allmählich sich Geltung verschaffen konnte.

Der Hauptfortschritt liegt bei Robert Mayer vor allem in dem Gedanken der Gleichberechtigung, mit der er der Materie, die unzerstörbar ist, die unzerstörbare Energie zur Seite stellt. Beide sind ihm gleich wirklich und unterscheiden sich nur durch den Umstand, daß die eine auf die Wage wirke, die andere nicht. (Ostwald, Die Energie 1908, S. 59.) „Zwei Abteilungen finden sich in der Natur vor, zwischen denen erfahrungsgemäß keine Übergänge stattfinden. Die eine Abteilung bilden die Ursachen, denen die Eigenschaft der Ponderabilität und Impenetrabilität zukommt (Materien), die andere die Ursachen, denen letztere Eigenschaften fehlen — Kräfte von der bezeichneten negativen Eigenschaft, auch Imponderabilien genannt. Kräfte sind also: „unzerstörliche, wandelbare, imponderable Objekte“ (Robert Mayer).

Gerade für die biologischen Vorgänge hätte das

Gesetz der Erhaltung der Kraft von besonderer Bedeutung sein müssen, weil es die Vielheit der im tierischen Organismus sich äußernden Kräfte in eine Einheit zusammenzufassen erlaubte, in die Energieentwicklung aus chemischen Umwandlungen.

Trotzdem war zunächst die Rückwirkung der Entdeckung J. R. Mayers keineswegs auf physiologischem Gebiete so groß, als man hätte erwarten sollen.

Lavoisier hatte das Gesetz der Erhaltung der Substanz ausgesprochen, des Inhalts, daß bei chemischen Reaktionen das Gesamtgewicht der Stoffe vor und nach der Reaktion dasselbe bleibt; er hatte mit Laplace auch zuerst das Prinzip aufgestellt, daß alle Wärmeveränderungen in einem System, das sich ändert, in entgegengesetztem Sinne verlaufen, wenn das System in seinen ursprünglichen Zustand zurückkehrt. J. R. Mayer und Helmholtz bewiesen, daß nicht nur der Materie, sondern auch den Kräften in allen ihren Formen die Eigenschaft quantitativer Unzerstörbarkeit zukommt. Kraft und Stoff waren somit zu einem Grundbegriff naturwissenschaftlichen Denkens vereint.

Wenn wir jetzt historisch die Erkenntnis des Gesetzes der Erhaltung der Kraft in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts fertig vor uns sehen, so hat die allmähliche Einführung der Gedanken in die Biologie noch Jahrzehnte beansprucht.

Obschon bereits im Jahre 1840 G. H. Heß das Gesetz der konstanten Wärmesummen aufgestellt hat, welches darin besteht, daß die chemische Reaktionswärme ausschließlich vom Anfangs- und Endprodukt abhängt und unabhängig ist von dem Wege auf

dem sie verläuft, konnte man noch ein paar Jahrzehnte später dem Gedanken begegnen, ob nicht doch durch die Besonderheiten des Organismus manche Verbindungen anders zerlegt würden als außerhalb desselben und dadurch andere Kräftesummen liefern, als man bei gewöhnlicher Verbrennung erhalte.

Aus diesem kurzen Überblick möge man ersehen, wie außerordentlich schwierig es gewesen ist, im Kreise der Forscher der Idee zum Siege zu verhelfen, daß im lebenden Organismus ein Objekt vorliegt, dessen Äußerungen mit den Erscheinungen der unbelebten Welt im engsten Zusammenhange stehen, daß die Materie im Organismus ihre Eigenschaften behält, die sie außerhalb des Organismus besitzt und daß auch die Kräfteäußerungen ihren Urgrund in den substantiellen Veränderungen der chemischen Verbindungen im Organismus finden müssen.

Mit jedem Jahrzehnt experimenteller Forschung hat diese der Lebenskraft ein Gebiet nach dem anderen abgerungen und die Überzeugung gefestigt, daß es im Leben keine besondern Kräfte gibt.

Das Gesetz der Erhaltung der Kraft hat zur definitiven Beseitigung und Überwindung des Vitalismus in der Biologie einen letzten Anstoß gegeben; noch viel einflußreicher ist es aber zunächst für die Philosophie geworden, indem es eine Richtung derselben, den Materialismus, zu neuem Aufblühen brachte, der nunmehr alle Naturerscheinungen der belebten und unbelebten Welt einheitlich als Wir-

kungen von Kraft und Stoff ansah. Die Materie, wie Büchner, Moleschott u. a. lehrten, erhielt dadurch, daß sie zu Lebendigem wird, keine anderen Eigenschaften, als auch sonst ihr zukommen, nur wird ihre Anordnung und Verkettung gemäß der Eigenart der chemischen Struktur des Lebenden geändert, wie dies bei jeder chemischen Umsetzung geschieht. Die Organe und ihre Funktionen sind auf die Grundeigenschaften der Konstituenten zurückzuführen; auch das Gehirn und die Funktionsäußerungen des letzteren, die Seele, der Geist sind nur die Folgen besonderer Anordnung der Materie.

Diese rein materialistische Weltauffassung hat viele Anhänger aber ebenso viele Gegner gefunden; abgesehen von den Angriffen von Philosophen und Theologen, ist sie auch auf Widerspruch von seitender naturwissenschaftlichen Forscher selbst gestoßen.

Ich habe nicht den Wunsch, auf die Fragen der Berechtigung und Nichtberechnung des Materialismus als philosophisches System näher einzugehen. Dagegen kann ich nicht umhin, hier eines sogenannten Neovitalismus zu gedenken, der bestrebt ist, ein System der Weltanschauung zu begründen, aber zugleich dem, was in harter Arbeit durch die experimentelle Forschung errungen ist, entgegentritt und schädlich wirkt, da er nur ein verkappter Vitalismus alter Ordnung ist. Ich will als Beispiel die Anschauungen Danilewskis kurz skizzieren; er hat die Hypothese aufgestellt, die lebende Substanz berge in sich die Kraft des Widerstandes gegenüber den zerstörenden Einflüssen (zitiert bei Bechterew, *Psyche und Leben*, Wiesbaden 1908. S. 78). Außer

sichtbarer und wägbarer Materie ist in der Lebenssubstanz eine „Materie höherer Ordnung“, organisierte Massen einer kosmisch „ätherischen Materie“ mit ungeheuren Vorräten molekularer Bewegungen, die ununterbrochen auf die Substanz des Protoplasmas übergehen. Das mag genügen, um zu zeigen, daß hier versucht wird, eine Größe in die Betrachtung einzuführen, die ebenso verschwommen und unklar ist, als es einstens die Lebenskraft war.

In der Forschung müssen wir auf dem Boden bleiben, der durch mühevollen Arbeit errungen ist; wir haben bis jetzt keinen Grund zur Annahme, daß neben den Eigenschaften von Kraft und Stoff andere Voraussetzungen in unseren biologischen Untersuchungen gemacht werden müssen; der ungeklärte Rest unserer Erkenntnis, namentlich auf dem Gebiete der Psyche, darf uns nicht immer wieder dazu führen, Hypothesen, die mit aller sonstigen Erfahrung in Widerspruch stehen, in die Betrachtung einzuführen. Wohin unser Wissen heute noch nicht reicht, dahin werden wir es auch mit Gewalt nicht führen können. Die Menschheit hat Zeit, die Erkenntnis abzuwarten.

### III.

#### **Das Gesetz der Erhaltung der Kraft im Organismus.**

Das Fundament der heutigen Lebensforschung bildet das Prinzip der Erhaltung von Kraft und Stoff. Die Chemie hat uns gezeigt, wie sich die Elemente aneinanderfügen und wieder

trennen lassen ohne in ihren Eigenschaften Veränderungen zu erleiden, die organische Chemie hat bewiesen, wie unzählige Körper aus der Kombination weniger Elemente hervorgehen. Kein Urteilsfähiger wird bezweifeln, daß auch die lebende Substanz ihre Besonderheiten doch nur der Art des Aufbaus aus den bekannten Elementen verdankt, wie kompliziert und eigenartig auch diese letzteren verknüpft sein mögen.

Das Gesetz der Erhaltung der Kraft, oder besser gesagt, die Umwandlungsfähigkeit der Kraftformen ineinander, nach bestimmten zahlenmäßig feststehenden Verhältnissen, bedarf unzweifelhaft einer näheren Begründung durch das Experiment am Lebenden. Dies ist schon deshalb nötig, um den definitiven Beweis zu erbringen, daß tatsächlich der Organismus auch in dieser Richtung den sonstigen Gesetzen der unbelebten Natur gehorcht. Es ist weiter nötig, das Gesetz unter der Zugrundelegung der uns bekannten Kräfteäußerungen des Organismus zu prüfen, um zu wissen, ob wir wirklich alle Umwandlungsformen der Kräfte im Lebenden kennen.

Man hat lange Zeit nicht daran gedacht, dieses Postulat eines entscheidenden Experimentes zu erfüllen.

Die ersten Vertreter der neuen von J. R. Mayer begründeten Anschauung wie Liebig u. a. haben das Gesetz der Erhaltung der Kraft im Tierkörper einfach als Axiom hingenommen, allerdings nicht ohne bei manchen ihrer Zeitgenossen auf Wider-

spruch zu stoßen. Die meisten empfanden volle Befriedigung darin, die Lebenskraft überwunden zu haben und im Besitze eines Prinzips zu sein, das die verschiedenartigen im Körper vorkommenden Kräfteäußerungen, wie Reibung, Quellung, Ortsbewegung in den Zellen und zwischen den Organen, Arbeitsleistung mechanischer Art, Wärmebildung, in ein einheitliches System brachte.

Wohl wenige Biologen dürften auf dem Standpunkte stehen, den Marés vertritt, daß das Gesetz der Erhaltung der Kraft als „Denknotwendigkeit“ des direkten experimentellen Beweises am Tierkörper ganz entbehren könne (Arch. internat. de Physiol. 1901, I, S. 440). Die biologische Forschung hat allen Grund, auch ihrerseits eine Basis von so fundamentaler Bedeutung selbst zu prüfen. (S. auch bei Zwaardemaker, *Ergebn. der Physiol.* V, S. 112, 1906.) Daß man sich jahrzehntelang ohne den Beweis beholfen hat, lag weniger in der Überzeugung der Irrelevanz eines solchen, als vielmehr in den zahllosen Schwierigkeiten der Ausführbarkeit eines exakten Versuches. Helmholtz selbst hat als erster den Plan eines experimentellen Beweises in Erwägung gezogen. (S. *Erhaltung der Kraft*, S. 51, Ostwalds Ausgabe der Klassiker.) Nachdem er den Vorgang des Verbrauchs chemischer Spannkraft im Tierkörper geschildert und deren Umformung in Wärme und Arbeit besprochen hat, sagt er: „Da die letzteren (d. h. die mechanischen Kräfte) eine verhältnismäßig geringe Arbeitsgröße darstellen gegen die Quantität der Wärme, so reduziert sich die Frage nach der Erhaltung der

Kraft ungefähr auf die, ob die Verbrennung und Umsetzung der zur Nahrung dienenden Stoffe eine gleiche Wärmequantität erzeugt, als die Tiere abgeben. Diese Frage kann nach den Versuchen von Dulong und Depretz wenigstens annähernd bejaht werden.“

Die Abweichungen der Experimente von Dulong und Depretz von den durch das Gesetz der Erhaltung der Kraft geforderten Werten waren aber noch so groß, daß man ebensogut aus ihnen Beweise gegen das Gesetz hätte ableiten können. Erst viele Jahrzehnte später konnte ein genauer Versuch dieser Art unternommen werden.

Exakt mußte zuerst der Energiewert der Nahrung bestimmbar sein; das ist erst Anfang der achtziger Jahre möglich geworden. Es mußten ebenso scharf die Verluste an Energie durch die verbrennlichen Ausscheidungen (Harn und Kot) meßbar sein; wir bedurften sicherer Methoden, um zu beweisen, daß die eingeführte Nahrung im Körper abgebaut wird, daß weder von ihr etwas zurückbehalten, noch vom Körper selbst zur Wärmebildung etwas beigesteuert wird. Die Grundlagen hierzu bot die Entwicklung der Ernährungsphysiologie in den sechziger und siebziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts. Ferner konnte man die Frage aufwerfen, ob die Nahrung allein uns Kräfte zuführt oder ob noch andere Kraftquellen vorliegen.

Die Möglichkeit einer Energieaufnahme beim Sehen, Hören, Riechen, Schmecken usw. kann natürlich in Erwägung gezogen werden. Wie man diese Größen aber auch einschätzen mag, ihre Bedeutung

ist gegenüber den sonstigen Prozessen der Energieumwandlung im ganzen Körper minimal. (S. bei H. Zwaardemaker, *Ergebn. d. Physiol.* V, S. 108 usw.; Rubner, *Die strahlende Wärme irdischer Lichtquellen*, *Arch. f. Hyg.* XXIII, S. 369.)

Die Energieverluste konnten bestehen in der latenten Wärme des abgegebenen Wasserdampfes aus Haut und Lungen, in der Wärmestrahlung und der Wärmeleitung oder auch in äußerer Arbeit. Letztere Verlustquelle läßt sich bei Ruhe eines Lebewesens leicht ausschließen und es kann sich die Feststellung also auf die drei anderen Quellen beschränken. Es waren aber gerade auf dem Gebiet der tierischen Kalorimetrie die größten technischen Schwierigkeiten zu überwinden, die zu erörtern hier zu weit führen würde.

Alle eben gemachten Voraussetzungen haben sich tatsächlich erfüllen lassen. Im Jahre 1889/90 habe ich die entsprechenden Experimente am Tiere ausgeführt mit dem Erfolge, daß das Gesetz der Erhaltung der Kraft mit einer allen Anforderungen an Genauigkeit entsprechenden Schärfe bewiesen wurde. (*Zeitschr. für Biol.* XXX, 1894.) Im Gesamtdurchschnitt der 45 Tage dauernden Versuche habe ich 99,5 % der Energie, welche in der Nahrung dem Tiere einverleibt wurde, in den Ausgaben des Tieres wiedergefunden. Dies beweist strikte, daß im Organismus nicht mehr und nicht weniger an Energie entwickelt wird, als der physikalische Versuch, gemäß den Bestimmungen der Verbrennungswärme der Nahrung, voraussagen läßt, und daß ferner keine anderen Energieformen in

meßbaren Größen in Betracht kommen als die uns bisher bekannten.

Mehrere Jahre später hat Atwater nach denselben Gesichtspunkten angeordnete Versuche am Menschen bei Ruhe und bei Arbeit ausgeführt und wie ich das Gesetz der Erhaltung der Energie vollkommen bestätigt bekommen.

Alle Nahrungsstoffe, die wir zuführen, werden im Organismus, geeignete Ernährungsbedingungen vorausgesetzt, verändert und abgebaut; chemisch gebundene Energie geht in andere Formen über. Was auch immer mit den Nahrungsstoffen vom Momente des Eintritts in den Körper bis zu dem Austritt der Spaltungsprodukte aus dem Körper geschehen mag, was auch immer die Lebensfunktionen sein mögen, die Energie zeigt in ihrem Verhalten keine Abweichung von den Gesetzen der Physik, wir erhalten sie quantitativ wieder.

Es widerspricht jeglicher Wahrscheinlichkeit, daß dieses Grundgesetz etwa nur bei den Warmblütern Geltung haben sollte, bei den Kaltblütern und niedrigen Organismen aber nicht. Nur wird das Experiment manchmal insofern modifiziert werden müssen, als es ja Tiere gibt, die z. B. Elektrizität in größeren Mengen entwickeln, wie etwa die Gruppe der Zitterfische, so daß dann bei der Messung der freiwerdenden Energie auch das Wärmeäquivalent elektrischer Leistungen mit berücksichtigt werden muß.

Für das Pflanzenwachstum haben Pfeffer, Rodewald, Brown und Escombe (Proc. Roy. Soc. Ser. B. LXXVI, S. 507, 1906) die Unterlagen für den

Beweis des Gesetzes der Erhaltung der Kraft geliefert. Es liegt mir aber als Nichtbotaniker ferne, mich weiter mit den Verhältnissen der Pflanzen zu befassen. Die Verhältnisse sind hier bei den chlorophyllführenden Organismen bekanntlich insofern eigenartig, als die Pflanzen am Tage Sonnenenergie aufnehmen und verarbeiten und es sich dabei, kurz gesagt, periodisch um die Umkehr der bei den Tieren und vielen niederen Pflanzen vorliegenden chemischen Vorgänge handelt.

#### IV.

### **Die Beziehungen von Materie und Energie zur lebenden Substanz.**

Kraft und Stoff sind uns also nicht Schlagworte materialistischer Philosophie. Die Erhaltung der Materie und Energie ist uns der Ausdruck für die experimentell festgestellte Tatsache, daß wir auch in biologischen Fragen mit den Gesetzen der Unveränderlichkeit der Materie und der Energie zu rechnen haben. Mit dieser Errungenschaft ist unser Interesse keineswegs erschöpft.

Gehen wir von der Betrachtung eines Nahrungstoffes aus und sollten wir — ich nehme an, daß dies möglich wäre — seine Veränderung, die er während seines Durchtritts durch den Körper eingeht, schildern, so würden wir eine Reihe von materiellen Veränderungen darzustellen haben; wir würden den Vorgang der Spaltung nach bestimmten Gleichungen ablaufen sehen und den Prozeß in eine

Mechanik der Atome auflösen. Das scheint in der Tat den meisten als das Endziel der Forschung.

Als notwendiges Korrelat dieses Mechanik der Atome würde aus den Beziehungen zwischen chemischem Aufbau und chemischer Spannkraft folgen, daß die allmähliche Umwandlung der Materie auch solche der Energie zu begleiten haben, wodurch dem Gesetz der Erhaltung der Energie genügt wird.

Kraft und Stoff könnte daher Gegenstand der Forschung sein, in dem Sinne, daß man bei den Umsetzungen auch die jeweiligen Änderungen der Kräfte mit in Betracht zieht.

In welcher Weise man die Beteiligung der lebenden Substanz dabei ins Auge faßt, ob man sie in mehr konservativer Weise ziemlich unverändert bestehen lassen will, wie es von vielen für den Zustand des Ausgewachsenseins angenommen wird, oder ob man sie nach Pflüger und Verworn als reaktionsfähige Verbindung mit den Nahrungsstoffen selbst direkt reagieren läßt, wäre für die Durchführung einer Lehre dieser Mechanik der Atome offenbar von keiner ausschlaggebenden Bedeutung.

In Wirklichkeit aber hätten wir damit das, was das Leben ausmacht, gar nicht erfaßt und würden es in seinem Wesen gar nicht verstehen; denn wir hätten durch eine verdeckte aprioristische Annahme uns auf einen Irrweg leiten lassen, weil wir nur eine Beschreibung der Vorgänge von materieller Seite gegeben hätten, ohne zu erwägen, daß die Energieverhältnisse selbst für sich eine Betrachtung fordern, und daß die Gründe für das Geschehen einer Veränderung doch auch durch die Notwendig-

keit eines bestimmten Energiebedarfs veranlaßt sein können. Die freiwerdenden Energien sind selbst etwas Schaffendes und Wirkendes, nicht die Materie allein, die nur der gewünschte Träger der Energie sein kann. Vielleicht liegt die Sache doch so, daß nicht die Struktur der Materie wechselt, wobei dann nebenbei Energie frei wird, sondern Energie kann beseitigt werden, womit unabweislich die Form wechseln muß.

Man sieht also ein, daß zum mindesten die Frage aufgeworfen werden muß, ob sich auf dem Gebiete des Lebenden entweder Materie oder Energie betätigt und für welche Zwecke Kraft und für welche Stoff erforderlich ist; und jedem von beiden haben wir seinen besonderen Platz im Reiche des Lebens zuzuweisen.

Eine solche Untersuchung fällt bis zu einem gewissen Grade in das Gebiet der Ernährungsphysiologie, wie wohl verständlich ist; das Ergebnis der Untersuchung wird uns aber auf ganz andere Probleme leiten als sie der Ernährungsphysiologie, wie man sie jetzt auffaßt, zugehören. Mein Ziel wird nur erreicht, indem ich zwar die methodischen Untersuchungen der Ernährungslehre als Mittel der Messung benütze, mich aber nicht auf das enge Gebiet einer Individualernährung beschränke. Wir müssen das Lebende im ganzen Umfange zu verstehen suchen, die Ernährungsreaktionen aller Lebewesen, die uns zugänglich sind, die Äußerungen der Jugend, des Alters, um so alle biologischen Vorgänge der ganzen Lebensgeschichte einer Spezies und aller Spezies zur Erkenntnis vom Wesen des

Lebens zu verwerten und die Grundzüge für die Lebensleistung der Einzelindividuen und das Entstehen und Vergehen der Spezies zu zergliedern.

So wird es möglich werden, eine Lehre vom Leben und dessen Grundbedingungen und Grundeigenschaften zu begründen und aus der gewonnenen Erkenntnis die Möglichkeit der Entwicklung der Organismen auch von einem anderen Gesichtspunkt aus, als es bisher geschehen, abzuleiten.

Diejenige Energieform, welche im Bereich der organischen Welt vor allem eine Rolle spielt, ist die chemische Energie neben der freien Energie, welche in den Pflanzen durch Sonnenstrahlung den Chlorophyllkörnern zugeführt wird. Die Zufuhr chemischer Energie ist die allgemeine Form des Lebens, die Zufuhr freier Energie, ein Spezialfall dieser Erscheinungen. Ich werde von der Betrachtung der letzteren, als einer rein botanischen Aufgabe, absehen. Die aus der chemischen Energie auslös- baren anderen Energien sind im Tierkörper mannig- facher Art, wie erneute Umformung in che- mische Energie, in Wärme, in Arbeit, in Elek- trizität, in Energie der Lage usw., kurzum, im Leben ist gerade die Vielfältigkeit der Umformungen etwas besonders Auffälliges. Einförmig pflegt nur die Form der nach außenhin abgegebenen Energie zu sein, indem sie nur ausnahmsweise über Wärme- energie und Arbeit hinausgeht, meist sogar nur in ersterer Form aus dem Körper scheidet.

V.

**Die Ernährung als Äußerung aktiven Lebens und die materielle Funktion der lebenden Substanz.**

Ehe ich in die Verfolgung der Fragen eintreten kann, die ich eben als logischen Ausbau des Wirkens von Materie und Energie im Körper bezeichnet habe, muß ich in Kürze einen Abriß der Lebensvorgänge im allgemeinen geben. Das Thema ist so vielseitig, daß man im Zweifel sein kann, wo beginnen. Nehmen wir aber die allgemeinen Lebensäußerungen zum Ziel, so wird es uns nicht schwierig werden, den ersten Anknüpfungspunkt zu finden, von dem aus die weitere Bearbeitung des Gegenstandes keine besonderen Schwierigkeiten ergibt.

Treten wir in die Betrachtung der Lebensvorgänge ein, so sehen wir, daß zu den Äußerungen aktiven Lebens überall der Nahrungsverbrauch gehört, sodann die Fortpflanzung und das Wachstum; wir sehen ferner als Äußerungen des Lebens die Bewegung, sei sie Lokomotion, äußere Arbeit, innere Bewegung der Teile. Von allen Äußerungen des Lebens ist die Ernährung die unentbehrlichste, während das Wachstum vielfach in den späteren Lebensperioden der höheren Organismen bei den meisten Zellen ganz fehlen kann.

Unter Ernährung werden alle Prozesse aufgeführt, die sich in der Nahrungszufuhr ausdrücken. Da die Nahrungsstoffe teils organischer, teils anorganischer Natur sind, umfaßt die Ernährung die Schicksale beider. Unter dem Einfluß der Nah-

rungszufuhr wächst auch der Organismus. Ernährung ist demnach ein vieldeutiger Begriff. Wir lassen für alle weiteren Erörterungen die Zufuhr der anorganischen Stoffe außer Betracht.

Der vulgäre Begriff der Ernährung zerfällt: 1. in das Wachstum (Kreszenz), 2. in den Wiedersatz zugrunde gegangenen Materials (Rekonstruktion), 3. in die Zufuhr bei sonstigem Gleichgewicht, Ernährung im engsten Sinne, die wir Dissimilation nennen können.

Diese Dreiteilung der Lebensvorgänge werden wir erst später eingehender erläutern können; es ist aber schon hier am Eingange unserer Betrachtung notwendig, zwischen dem unter Vermehrung der Zellen verlaufenden echten Wachstum und dem Wiederaufbau einer etwa durch Hunger herabgekommenen Zelle zu trennen. Ich habe die Notwendigkeit dieser Scheidung bereits a. a. O. (Das Problem der Lebensdauer usw. 1908, S. 117) begründet, und die praktische Ernährung kann ohne diese scharfe Trennung ihre Ziele nicht erreichen. Der sonst häufig benutzte Ausdruck Assimilation kann jedenfalls entbehrt werden, da er von manchen, wie Hering, nur für den Aufbau unter qualitativer Veränderung der Substanzen (etwa im Sinne der Eiweißbildung bei Pflanzen) benutzt wird, oder bei anderen nur Massenzunahme im allgemeinen bedeutet.

Dissimilation nenne ich nur den Abbau unter qualitativer Änderung der Substanzen, nicht aber die Abstossung gleichartiger Teile, wie das Einschmelzen von Eiweiß, Fett usw. beim hungernden Organismus.

Die Dissimilation ist also der unentbehrlichste Vorgang jeglichen aktiven Lebens. Wir kennen bis jetzt überhaupt kein lebendes Wesen, was nicht die Ernährung in irgendeiner Form erkennen läßt. Alle sonstigen Kriterien des Belebten, wie Wachstum, Fortpflanzung, äußere Bewegung und Lokomotion sind periodische Vorkommnisse.

Freilich kommt auch latentes Leben bei manchen Tieren vor, bei Austrocknung, durch Bildung von Sporen und ähnlichen Dauerformen; dabei sistiert dann auch die Dissimilation. Auch die Art der Ernährung ist in allerweitesten Kreisen der Organismen ein einheitlicher Vorgang, insofern als er durch organische Stoffe pflanzlicher und tierischer Herkunft vermittelt wird. Bei den Wirbeltieren, wie fast allen Wirbellosen überall das gleiche Bild und dieselben Grundformen der Spaltung.

Von außen empfängt das Lebende die Nahrung, von außen aber auch die Reize, welche Lebensäußerungen mehren oder mindern und die Quelle der Anpassung sind.

Trotz der Vielfältigkeit der Erscheinungen ist das Leben durch das Tier- und Pflanzenreich in den allgemeinen Äußerungen eine Einheit. Das Studium der gemeinsamen Züge aller Wesen in bezug auf Materie und Energie soll uns dem Verständnis der lebenden Substanz selbst näher bringen.

Bei der Ernährung werden bei den höheren Organismen sowohl wie bei den niedrigen, bei Wirbellosen, Protozoën organische Nährstoffe aufgenommen. Das gleiche läßt sich für Bakterien beweisen. Für die letzteren kennt man ja bei An-

wendung der Nährböden verschiedener Art ihr üppiges Wachstum. Da es aber sehr fraglich erscheinen kann, ob das Wachstum in diese Betrachtungen zunächst hereinzuziehen sei, muß ich bestimmt betonen, daß auch ohne ein solches der Verbrauch organischer Nährstoffe nachzuweisen ist.

Bietet also der Begriff (organischer) Nährstoffe insofern keine Schwierigkeit, als darunter organische Verbindungen verschiedener Art, zum großen Teil aber Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate zu verstehen sind, so kann man auch über den Charakter des Zerlegungsvorganges nicht im Zweifel sein.

Für die Warmblüter, Kaltblüter, Wirbellosen ist nachzuweisen, daß ihre Leibestemperaturen jene der Umgebung übersteigen, wenn sie unter geeigneten Umständen untersucht werden. (S. Richet, *Chaleur: Diction. de physiol.* III, S. 106). Wir wissen jetzt vielfach zahlenmäßig, wie groß die Menge der erzeugten Wärme ist. Unbekannt war früher das Verhalten der Bakterien. Die Stoffwechselgleichungen sind bei ihnen nur in seltenen Fällen bekannt und auch dann mangels kalorimetrischer Unterlagen der Umsetzungsprodukte nicht berechenbar. Durch direkte Kalorimetrie der Bakterienkultur konnte ich nachweisen, daß in allen Fällen, die bisher der Untersuchung zugänglich waren, eine Wärmeerzeugung vorhanden ist, die nach ihrer Größe eine sehr erhebliche genannt werden kann. Somit steht der Schluß fest: mit dem aktuellen Leben ist eine Wärmebildung bis hinab ins Reich der Einzelligen sicher gestellt.

Der Ernährungsprozeß im engeren Sinne

verläuft somit unter Verbrauch organischer Stoffe verschiedener Natur und Bildung von Wärme. Der Prozeß bildet Spaltungsprodukte einerseits und eine Verminderung der chemischen Energie andererseits, er braucht aber deshalb kein Oxydationsprozeß zu sein, Sauerstoff ist in manchen Fällen durchaus entbehrlich. Leben ist also, was die Ernährung anlangt, kein Verbrennungsprozeß im gewöhnlichen Sinne.

Einen besonderen Ort in einem Organismus, wo die Ernährung ihren Sitz hätte, gibt es nicht, alle Zellen zeigen diesen Vorgang.

Natürlich kann man nicht von der lebenden Zelle als Einheit sprechen; sie besteht aus vielen Teilen, auch aus unbelebtem Material. Ebenso wenig darf man nur das Protoplasma als die Lebenssubstanz bezeichnen; dieses lebt, aber auch die Kernsubstanz.

Die Frage kleinster Lebenseinheiten ist ein so selbstverständliches Postulat, daß uns die vielfachen Bemühungen, die Natur derselben zu erkennen, nicht wundern können. Aus bestimmten Gesichtspunkten heraus hat man die postulierten Einheiten mit besonderen Namen belegt. So sind die Bezeichnungen Plastidulen (Häckel und Elsborg), die Gemmen (Hackes), Gemmulae (Darwin), Micelle (Nägeli), Pangene (de Vries), Plasome (Wiener), Idioblasten (O. Hertwig) in die Literatur eingeführt worden. (S. bei Waldeyer, Deutsche med. Wochenschrift 1895, Nr. 43 und Minot, The Problem of Age, Growth and Death 1907, The Popular Science Monthly, S. 516.)

Die Einheit der lebenden Substanz ist an bestimmte Bruchteile der Zelle gebunden, aber sicherlich sind diese Einheiten noch ziemlich groß, jedenfalls so groß wie die Vereinigung von sehr vielen Molekülen nach chemischer Nomenklatur.

Lebende Moleküle als Bezeichnung ist daher auch nicht glücklich gewählt. Das Wort lebendes Eiweiß involviert zu scharf den Gedanken einer ausschließlichen Beteiligung des letzteren; wir wissen nicht, ob nicht noch andere Gruppen in den Verband lebender Substanz mit eingeschlossen sind. Will man nicht einfach sagen lebende Substanz, so wird man nach einem anderen Ausdruck suchen müssen, der etwas schärfer der jeweiligen Aufgabe der Lebenseinheiten entspricht. Jedenfalls traf Herbert Spencer mit seiner Definition der physiologischen Einheiten den Kernpunkt der Sache, wenn er sich diese aus Molekülgruppen zusammengesetzt dachte (*Principles of Biology*, London 1864—67). Man muß solchen Einheiten zweifellos, wie das auch O. Hertwig ausgesprochen hat, das Vermögen zusprechen, sich durch Teilung zu vervielfältigen; nach meiner Anschauung ist aber auch die Eigenschaft der Ernährung davon nicht zu trennen.

Verworn (*Physiologie* 1895, S. 468) hat für die kleinsten lebenden Einheiten, die selbstverständlich nach der Verschiedenheit der Organe und nach der Eigenart der Spezies unterscheidbar bleiben, den Ausdruck Biogen gewählt. Im Grunde genommen soll damit der Ausdruck lebendes Eiweiß, lebendes Molekül vermieden werden; es scheint mir durchaus opportun den Namen zu adoptieren. Damit soll

aber gar nicht ausgedrückt sein, daß auch die Anschauungen Verworn's über das Wesen des Zerlegungsvorgangs und des Mechanismus der Zersetzungen mit übernommen werden sollen; im Gegenteil, in dieser Richtung werden wir uns ein anderes Bild zu machen haben. Nur die zwei Grundeigenschaften wollen wir festhalten. Das Biogen muß Wachstum und Ernährung zeigen.

Ein Biogen würde also die wirkliche Lebens-einheit umfassen mit allen Eigenschaften der biologischen Leistung spezifischer Art, mit der Ernährungsfähigkeit und dem Wachstum.

Mit Bezug auf letzteres würde dem Biogen auch die Eigenschaft der Vererbung zukommen; es könnte ein solches also auch mit dem von Nägeli postulierten Idioplasma, der eigentlichen Vererbungssubstanz identisch sein. (Theorie der Abstammungslehre 1884, S. 23 und 29.)

Überlegt man sich die weiteren Möglichkeiten des Zellaufbaues, so würde die Frage zu erwägen sein, ob alle in einem gegebenen Momente vorhandenen und die im Lauf des Lebens wirksamen Biogene gleichartig oder different zu denken sind. Nägeli läßt das Protoplasma sich in zwei Gruppen, in das Ernährungs- und in das Idioplasma scheiden.

Das Höchstorganisierte wäre also ein Biogen, das zugleich die Vererbungsanlagen (Idioplasma) an sich trägt. Sind alle Organe zur Ausbildung gekommen und wachsen jene weiter, so haben diese Biogene einen Teil ihrer ursprünglichen Eigenschaft eingebüßt, weil sie nicht mehr spezifisch differenzierte Zellen, sondern nur solche der gleichen Art

erzeugen, die aber wieder sich fortzupflanzen vermögen. (Etwa Isobiogene.) Damit ist aber die Zahl der praktisch wichtigen Modalitäten nicht erschöpft; denn schließlich verlieren die Biogene die Wachstumsfähigkeit überhaupt. Ist die volle Entwicklung der Organe erreicht, so hinterbleibt eine lebende Substanz, die alle spezifischen Lebensaufgaben jahrzehntelang erfüllt, sezerniert, sich bewegt, Arbeit leistet, sich ernährt, aber wachstumslos wird; und nur in besonderen Fällen, wenn Verluste vorhergegangen sind, zeigt sich eine an Wachstum erinnernde, von diesem aber prinzipiell verschiedene Eigentümlichkeit der Fähigkeit des Wiederersatzes — der Rekonstruktion —, die stets innerhalb ganz bestimmter enger Grenzen sich vollzieht. Die Rekonstruktion ist neben dem Wachstum schon in den frühesten Stadien des Lebens vorhanden, sie drängt sich uns nur später in ihrer Eigenart besonders auf. Sehen wir von dem Akt der Rekonstruktion ab, der später eingehender behandelt werden wird, und legen den Nachdruck auf die durch die Wachstumslosigkeit geschaffene Veränderung, so kann man sagen, wir sind nicht mit den Biogenen, sondern erst mit anderen wesentlich nur die Ernährungsfunktion vollziehenden Elementen bei der allereinfachsten belebten Materie angelangt, der wir keine Eigenschaften mehr entziehen können ohne daß sie stirbt. Dies scheint mir Anlaß zu geben, auch für dieses Lebenselement einen besonderen Namen zu geben, und ich nenne es Biont. Der Biont ist zwar die einfachste, funktionsärmste Materie, der wir im Organismus begegnen, aber noch immerhin eine ganz eigen-

artig aufgebaute Masse. In jedem Biogen ist also der Biont enthalten, er vollzieht alle ihm zugewiesenen Lebenstätigkeiten und spezifischen Leistungen (je nach dem Organe, dem er angehört), kann sich funktionell diesen verschiedenen Größen anpassen, er lebt und zeigt die Eigenschaft der Dissimilation.

Diese Einheit kann eine Stufe höher steigen, indem sie so weit modifiziert wird, daß sie wächst, d. h. die Zellmasse bis zur Teilung bringt. Das wäre das Biogen, deren es so verschiedene gibt, wie Differenzierungen der Organe vorliegen (Iso-biogene), oder auch solche im frühesten Lebensstadium, welche die Anlagen zu Organen in sich bergen (Biogen mit idioplastischen Eigenschaften), oder endlich ein Biogen, das einem Zellteile entspricht (Kernbiogen, Protoplasmabiogen).

Der Biont wäre seiner Entstehung nach nie das Primäre, denn nur Biogene können sich vermehren; er wäre aber das einfachste Lebenselement und kann wie das Biogen die verschiedensten Funktionen haben. (Kernbiont, Protoplasmabiont, sekretorischer Biont, Arbeitsbiont usw.)

Diese Annahmen sind die einfachsten, die man für eine theoretische Darlegung machen kann, also die bequemsten. Über die Natur des Bionten können wir uns auch bestimmte Vorstellungen machen. Jedenfalls besteht er aus einer leicht veränderlichen Verbindung, die ohne Ernährung belassen in kürzester Zeit stirbt, d. h. zugrunde geht. Mit Rücksicht auf allenfallsige Mängel an Nahrung, finden wir Reservestoffe in den Zellen. Ist ein Biont zugrunde gegangen, so wird er gelöst (Auto-

lyse) und dient dem Überlebenden als Nahrung. Biont und die dazu gehörige Nahrung sind sozusagen eine untrennbar zu denkende Kombination. Zwei Erscheinungen treten uns bei der Ernährung des Bionten entgegen — Materie (mit chemischer Energie) und freie Energie (Wärme); von beiden ist nur die Materie befähigt zur Ernährung. Der Lebensprozeß findet in der Wärme selbst kein Mittel seines Unterhalts. Wärme kann weder bei Ruhe, noch bei Arbeit die Bedürfnisse der lebenden Substanz bestreiten. Somit bleibt die Materie zunächst als Quelle der Lebenshaltung zu betrachten.

Die lebende Substanz hat an sich nichts, was ihr das Leben sichern könnte, sie empfängt das Fehlende durch die Nahrung.

Die Ansprüche an Ernährung werden bei der lebenden Substanz erhöht durch Reize auf Grund von funktionellen Bedürfnissen. In diesem Zustande ist sie noch gefährdeter in ihrer Erhaltung, sie bedarf erhöhter Nahrungszufuhr.

Die lebende Substanz kann künstlich durch Wärme und Kälte in ihrer Zerleglichkeit, also auch in ihrem Nahrungsbedürfnis variiert werden. (Variation der Eigentemperatur.)

Die Temperatur, auf welche die lebende Substanz gebracht wird, hat die Wirkung, sie unter Umständen aus dem Ruhestadium zu wecken, sie innerhalb einer bestimmten Grenze, anfänglich langsam, dann mit den Graden steigend, einer größeren Leistung zuzuführen. Dies gilt für Wachstum und für Stoffwechselleistung in gleichem Grade. Die

Kurve der Wirkungen der Temperatur nimmt ähnlich zu, wie es nach der van't Hoff-Arrheniusschen Regel bei vielen organischen Reaktionen geschieht.

Mit dieser Regel der Beschleunigung der Reaktion stimmen erwiesenermaßen die Gesetze der Atmung der Gewächse (Clausen), die Kohlensäureproduktion des Regenwurms (Konopacki), des Frosches (Schulz), ferner die Steigerung enzymatischer Wirkungen (Tamann), die Ascosporenbildung bei der Hefe und Wachstum vegetativer Formen (Herzog), die Wachstumsgeschwindigkeit bei Froscheiern (O. Hertwig), bei Seeigeln (Peter), bei der Gottesanbeterin (Przibram), Verkürzung der Puppenruhe (Merrifield), Herzschlagzahl der Schildkröte (Snyder), Rhythmus pulsierender Vakuolen bei den Infusorien. Auch Giftwirkungen nehmen in ähnlicher Weise zu (Hausmann. S. auch bei Przibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme 1908, S. 30).

Bleibt die lebende Substanz ohne Nahrung, so verzehrt sie sich mit steigender Temperatur entsprechend rascher. Auch den Warmblüter kann man aus seinem Temperaturgleichgewicht durch Überwärmung herausdrängen mit dem gleichen Erfolg einer starken Steigerung seines Stoffumsatzes. Für die Einzelligen sind diese Beziehungen der Anregung ihrer Lebensäußerung schon lange bekannt, und wenn man etwa zweifeln sollte, ob bei ihnen nicht etwa zeitweilig Fermentwirkungen mitspielen, so kann ich bestimmt sagen, daß für die Hefe auch ohne Fermentäußerungen die Steigerung der Zersetzung durch die Wärme erweisbar ist.

Bei einer bestimmten Temperatur tritt Zerstörung der lebenden Substanz auf.

Setchell hat gefunden, daß in Thermen über  $43^{\circ}$  nie Tiere und echte Algen vorkommen, wohl aber bei  $43\text{--}63^{\circ}$  die den Bakterien näherstehenden blaugrünen Algen mit ihrem noch undifferenzierten Kern. Für Bakterien ist die Temperaturstufe des Lebens mitunter noch höher. Für Warmblüter ist die Grenztemperatur  $45^{\circ}$ , für die Kaltblüter meist niedriger. Den Grund sucht man mit Recht in diesen Fällen in einer Gerinnung der Zellbestandteile; auch bei den Bakterien kann man das Entstehen der körnigen Trübung finden. (Duclaux, *Traité de microbiol.* I, S. 280.) Bei der Tötung der Sporen kommen übrigens auch direkte Zersetzungen organischer Zellbestandteile in Frage. (Rubner, *Hyg. Rundschau*, Bd. 1899, S. 1.) Latente Lebenssubstanz, die in den üblichen Grenzen durch Wärme nicht aktiv wird (Sporen, ausgetrocknetes Material), wird durch Wärmegrade, die wesentlich über der Tötungstemperatur der aktiven Substanz liegen, geschädigt und getötet.

Die Erwärmung der aktiven Bionten über eine bestimmte Grenze hinaus braucht nicht mit einem Schlage die Tötung herbeizuführen; so zeigt sich z. B. bei Bakterien, daß man bei bestimmter Abstufung der Wärme einzelne Arten der Lebensfunktion (wie Giftbildung, Sporenbildung usw.), ausschalten kann, ehe der Stoffwechsel und somit das Leben ganz aufgehoben ist.

Neben der Dissimilation findet sich ganz allgemein und jederzeit im Leben ein stetiges Zugrunde-

gehen eines kleinen Anteils lebender Substanz, wofür immer wieder Ersatz geschafft werden muß. Dieser erfolgt durch Wiederersatz (Rekonstruktion), er ist vom Wachstum verschieden. Es wird stets nur das Mangelnde bis zur normalen Füllung der Zelle ersetzt; aber Zellteilung und mitotische Kernveränderungen fehlen. Aus pathologischen Erfahrungen wissen wir, daß die Bionten Funktionen einbüßen können, z. B. die Zuckerzerstörung bei Diabetes. Auf die Ernährungsverhältnisse im engeren Sinne gehe ich in Nachfolgendem nicht ein; eine allgemeine Darlegung der Stoffwechselforgänge findet man in meinem Buche „Das Problem der Lebensdauer“ bei Oldenbourg, München u. Berlin 1908.

## VI.

### **Die Isodynamie der organischen Nährstoffe.**

Aus dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft ließ sich, vorausgesetzt, daß seine Anwendung auf den Tierkörper keinem Zweifel begegnete, eine für die Physiologie wichtige Folgerung ableiten, die Helmholtz zuerst angedeutet hat, als er von dem experimentellen Beweis dieses Gesetzes sprach: die Möglichkeit der Berechnung der Wärmebildung eines Organismus aus der verbrauchten Nahrung. Dies Verfahren konnte zweifellos der tierischen Wärmelehre von großem Nutzen werden. Wir begegnen aber dieser Nutzenanwendung des Gesetzes der Erhaltung der Energie verhältnismäßig erst spät. Im Jahre 1853 waren die Arbeiten von J. R. Mayer und

Helmholtz noch kaum größeren Kreisen bekannt und bei den Physiologen nicht überall gewürdigt. Unter den Chemikern hingegen, wohl auf Liebig's Anregung, hatten die Ideen lebhaften Beifall gefunden. Wir finden mehrfache Berechnungen der Wärmeproduktion nach Maßgabe der verzehrten Nahrung bei Liebig, Boussingault, Martens, Rigg, Masse. (S. Wagners Handwörterbuch IV, S. 33, 47, 73, 1853.) Nach unseren heutigen Begriffen sind die erhaltenen Werte natürlich noch mangelhaft und ungenau.

Ein trefflicher, kritischer Artikel über die tierische Wärme, der auf lange hinaus Einfluß übte, ist in Karl Ludwigs Lehrbuch der Physiologie des Menschen II, S. 732, 1861, zu finden, in welchem unter Anlehnung an die Helmholtzschen Darlegungen des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft die Berechtigung zur Ableitung der erzeugten Wärme aus dem Nahrungsmaterial und eine Präzisierung der unvermeidlichen Fehlerquellen erläutert wird und praktische Beispiele gegeben werden.

Auch Vierordt behandelt in ähnlicher Weise wie K. Ludwig, nur nicht so eingehend, dieses Thema (Grundriß der Physiologie des Menschen 1862, S. 209, 2. Aufl.). Als Liebig seine 4. Auflage der Chemischen Briefe herausgab, widmete er dem Gedanken der Erhaltung von Kraft einen besonderen neuen Brief (den 13.). Viele Jahrzehnte ist man über diesen Gedanken, daß das Gesetz der Erhaltung der Kraft eine Hilfsmethode für die tierische Kalorimetrie sein könnte, nicht hinausgegangen; die Anwendungen waren aber auch in dieser Hinsicht sehr sporadische. Man betrachtete die Wärmepro-

duktion als die Eigenheit des Warmblüters, als sein Mittel, um den abkühlenden Verhältnissen der Umgebung gerecht zu werden; ein Studium der Energieverhältnisse selbst war damit weder beabsichtigt noch erzielt. Daß diese selbst und für sich ein Gegenstand der Untersuchung sein könnten, diese Konsequenz hatte man nicht gezogen.

An dieser eigenartigen Entwicklung ist nicht so sehr der Umstand schuld, daß man die genaueren Energiewerte der Nahrungsmittel und der sonstigen einschlägigen Größen noch nicht kannte, die ja allerdings erst in den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts (S. Rubner, Zeitschr. f. Biol., XXI, S. 377, Stohmann, Journ. f. prakt. Chemie, XLIV, S. 337, Berthelot, Chaleur animale) festgestellt wurden, als vielmehr die besondere Art der Entwicklung der Anschauungen über die Ernährung maßgebend gewesen. Das Gesetz der Erhaltung der Kraft hatte, wie schon erwähnt, für die Physiologie den besonderen Nutzen, daß es ein Fundamentalsatz zur Bekämpfung der vitalistischen Idee wurde. Im übrigen faßte man seine Bedeutung für die Lebensprozesse dahin auf, daß es zwischen chemischen Vorgängen einerseits, Wärmebildung und Arbeitsleistung andererseits unverrückbare quantitative Beziehungen feststellte.

Das Problem der Ernährung wurde rein materiell betrachtet, dies schien genügend und aussichtsvoll. Die Rolle der einzelnen Nahrungsstoffe, der Eiweiße, der Fette, der Kohlehydrate mußte genau geprüft und festgestellt werden; dies ist durch die Arbeit Pettenkofers, Voits und vieler anderer Ex-

perimentatoren erreicht worden und die Ernährungslehre ist sogar zu einer im praktischen Leben wichtigen Disziplin geworden.

Die Verfolgung der Wärmebildung schien unfruchtbar und nebensächlich, denn die Wärmeproduktion war schließlich nichts anderes als eine notwendige Folge der Verbrennung der Nahrungsstoffe; ob mehr oder weniger Wärme entstand, war eben die logische Folge des Mehr- oder Minderverbrauchs der Nahrungsstoffe. Die spezifische Reaktionsfähigkeit der lebenden Substanz, die bald viel, bald wenig Nahrung bestimmter Art beanspruchte, war das Primäre. Kraft und Stoff, Materie wie Energie waren nicht einmal gleichberechtigte Mittel zur Erforschung des Ablaufs des Ernährungsprozesses, nur der Stoffwechsel in des Wortes engster Bedeutung war Gegenstand der Forschung. Man erkannte wohl an, daß Wärme und Energie bei der Dissimilation frei werde; ob dies aber für die Zwecke des Organismus allgemein und im vollen Umfange notwendig war, ließ sich aus der Tatsache der Erkenntnis der Erhaltung der Kraft weder ableiten, noch war dies ein unabweisliches Postulat derselben, oder eine Forderung der Lehre des Stoffwechsels. Wenn aus inneren Gründen des Organismus eine chemische Umsetzung eines Nahrungsmittels erfolgen soll, so meinte man, geschieht sie. Die freiwerdende Energie sei an sich unter Umständen quantitativ belanglos und für den Körper ebenfalls nur insofern von Bedeutung, als er über Mittel verfügen muß, sich gegen ein Mehr oder Weniger der „Wärmeproduktion“ zu schützen. Am klarsten zeigt es sich

beim Kaltblüter, wie sehr die Wärme ein überflüssiges Nebenprodukt ist; hier kommt sie nicht einmal für die Erwärmung der Tiere in Betracht, sie fließt ungenutzt ab, während der materielle Teil der Ernährung, die Aufnahme von Eiweiß, Fett, Kohlehydrat unerläßlich ist.

Diese Anschauung über das Verhältnis von Materie und Energie im Tierkörper hat sich bei einigen Biologen bis auf den heutigen Tag erhalten, den Energieverhältnissen will man entweder gar keine oder nur eine absolut untergeordnete Bedeutung zuweisen.

Hätte man im Sinne der Entdeckung des Gesetzes der Erhaltung der Kraft, das Augenmerk weniger auf die Entstehung der Wärme als vielmehr auf die Auslösung von Energie gerichtet und die Wärme nur als ein Maß der letzteren betrachtet, so wäre man wohl veranlaßt worden, diese Energieverhältnisse für sich in ihren Beziehungen zum Leben zu untersuchen. Wenn in den Organismen Materie verbraucht wird und Energie freigemacht wird, ist es ebenso berechtigt, zu denken, daß die Materie notwendig ist und nebenbei Energie frei wird, wie umgekehrt, daß die Energie gebraucht wird und deshalb die Materie unter Änderung der chemischen Energie sich umzuwandeln hat. Das eine wäre also die ältere materialistische Auffassung des Ernährungsprozesses, das zweite eine energetische. Ich stellte die Frage zur Diskussion: Materie oder Energie, was ist das Entscheidende?

Diese Frage hat sich durch Experimente am Warmblüter bestimmt lösen lassen. Man bringt

einen Warmblüter (Hund) unter solche Versuchsbedingungen, daß seine Lebensäußerungen absolut die gleichen bleiben und ernährt ihn mit Eiweiß oder mit Fett oder mit Kohlehydraten. Der Chemismus seiner Ernährung ist in den drei Fällen dann ganz verschieden, auch die Gewichtsmengen der Stoffe, mit denen man die gleichen Lebensleistungen erzielt, sind untereinander bei den einzelnen Nahrungsstoffen durchaus ungleich. Stellt man aber durch Berechnung fest, wie groß der Energieverbrauch für gleiche biologische Leistungen war, so findet man, daß dieser derselbe geblieben ist.

Die Gewichtsmengen der Stoffe, welche imstande sind, die gleiche Lebensleistung zu erzielen, entsprechen genau dem gleichen Energieinhalt, oder weil wir letzteren als Wärme zu messen pflegen, derselben Kalorienmenge.

Ich habe dies Gesetz das der isodynamen Vertretung genannt. Da die Dissimilation dem einen Zwecke, der Erhaltung der lebenden Substanz dient, so ergibt sich aus dem Gesetz der isodynamen Vertretung auch die Folgerung, daß die lebende Substanz keinen Bedarf nach einzelnen der üblichen Nahrungsstoffe zu haben scheint, sondern nur einen Bedarf an Kräften.

Die Gesamtmasse der organischen Stoffe dient zweifellos diesem Zwecke, aber freilich auch solche, die vorher andere Funktionen im Körper zu erfüllen hatten, werden nach Lösung ihrer speziellen Aufgabe abgebaut und ihre Energie nutzbar gemacht. Dem energetischen Prozeß kann eine mate-

rielle Funktion eines Nahrungsstoffes vorausgehen. Die letztere läßt sich aber in ihrer Größe genau bestimmen, denn nur die Eiweißstoffe entfalten eine solche; ihnen verdanken wir die spezifischen Sekretionen, charakteristische stoffliche Umwandlungen in den Zellen, die Rekonstruktion, kurz alles, was nicht die Funktion von einfachen Energieleistungen ist. Den Eiweißumsatz sind wir in der Lage, ganz scharf zu messen. Dabei ergibt sich, daß die unbedingt notwendigen materiellen Funktionen des Eiweißes generell nur 4 bis 5 % der verbrauchten Gesamtmenge an Energie ausmachen. Damit ergibt sich auch die Behauptung, daß das Leben in einem beständigen Zusammenbruch der organischen Substanz und in einem Neuaufbau bestehe, als eine unzutreffende. Solche Vorstellungen hat man namentlich hinsichtlich der Eiweißzersetzung als wahrscheinlich erklärt. So gering aber die Beteiligung des Eiweißes nach den gegebenen Zahlen an dem Kraftwechsel ist, so gestaltet sich diese Zerstörung und dieser Wiederaufbau mit Beziehung zum Bestand und der absoluten Masse der Zelle selbst bei den einzelnen Individuen mit verschiedenem Kraftwechsel ungleich; sie kann namentlich, wie wir sehen werden, bei den Einzelligen sehr bedeutsam sein und einen großen Bruchteil der Zelle betreffen und ist am geringsten bei Organismen mit trägem Kraftwechsel. Von diesem zu 4—5 % auf das Eiweiß treffenden Energieverbrauch bzw. von diesem materiellen Aufwand, kommt ein Teil, der sich nicht näher zahlenmäßig präzisieren läßt, auf Wiederansatz zu Verlust gegangener Gebilde (Epidermis, Epithel

usw.). Das Leben der Bionten vollzieht sich also in der Weise, daß es bis auf einen verschwindenden Bruchteil, der aber die spezifische materielle Funktion darstellt, nur als Energieverbrauch und Energiebedarf zu bezeichnen ist.

Für den Gleichgewichtszustand des Körpers, d. h. das Leben ohne Wachstum, können wir bezüglich der Beteiligung von Kraft und Stoff in unserem Lebenshaushalt, ein ganz bestimmtes Urteil abgeben, es lautet: „Die Energiezufuhr spielt quantitativ die Hauptrolle, die übrigen Erscheinungen dienen teils nur einer Vorarbeit, einer Akkomodation des Organismus, um die Energieformen an die Stellen des Bedarfs zu liefern, oder sonstigen spezifischen Leistungen.

Verfügbar für die Organismen ist in der Nahrung chemische Energie; aus dieser Quelle entnimmt die lebende Substanz ihren nötigen Bedarf an Energie, aber nicht in der Form von Wärme; ja in letztere übergeführt, finden wir die Energie für den Lebensprozeß sogar entwertet.

Der Gehalt der organischen Nahrungsstoffe an potenzieller Energie ist nicht etwa eine Nebenerscheinung derselben, sondern von fundamentaler Bedeutung für das Zellenleben. Die Bedürfnisse der Zelle sind in einem gegebenen Moment außerhalb der Wachstumsperiode nicht sowohl Bedürfnisse nach bestimmten chemischen Verbindungen als vielmehr Kraftverlangen. Die Summierung des Energieinhalts der Nahrungsstoffe wird uns nunmehr ein berechtigter Ausdruck für deren

Vermögen, bestimmten Bedürfnissen der Zelle gerecht zu werden. Die nutzbare Energie ist ein Maß für den Wert derselben, und die umgesetzte Energie ein Maß der zutage tretenden biologischen Leistung. Dies sind die Grundlagen einer energetischen Auffassung des Warmblüterlebens.

Daß wir es hier mit einem allgemeinen Prinzip des Lebensprozesses zu tun haben, wird uns klar vor Augen geführt, wenn wir die alten Gebiete der Biologie, den Stoffwechsel der sauerstoffatmenden Organismen verlassen und die Ernährung der Bakterien und ähnlicher Einzeller betrachten. Ihr Lebensvorgang läßt sich unter das alte Schema „Leben ist ein Verbrennungsprozeß“ nicht mehr unterbringen. Nur die energetische Auffassung macht es uns verständlich, daß es Organismen gibt, die mit den vielfältigsten Stoffwechselgleichungen ihr Leben eingerichtet haben und ganz ohne Sauerstoff leben, trotzdem aber Wärme bilden.

Es hat eine Zeit gegeben, wo die Notwendigkeit des Sauerstoffs zu Lebensprozessen ein derartiges Axiom geworden war, daß man das Ausbleiben der Urzeugung, wie es Spallanzani erwiesen hatte, nur auf den Mangel an Sauerstoff in ausgekochter Flüssigkeit, wie dieser sie benutzt hatte, zurückführte; auch später, als das anaërobe Leben der Hefe bekannt war, sah man in der Gewinnung des „gebundenen“ Sauerstoffs die wahre Erklärung der eigenartigen Lebensbedingungen der Hefe.

Die Oxydation von Nahrungsmaterial, wie sie bei den höheren Tieren vorkommt, ist aber nur

ein Spezialfall einer Lebensgleichung, welche den Vorteil einer möglichst intensiven Auswertung vorhandener chemischer Energie bietet. Je geringer der Gewinn an Energie bei einer Umsetzung sich erweist, um so massenhafter ist die Menge des zur Umarbeitung nötigen Materials und um so lebhafter tritt der Charakter der Gärung und fermentartiger Wirkung in den Vordergrund. Ein Grammmolekül Dextrose hat eine Verbrennungswärme von 637,4 kg Kal. und liefert bei der Gärung 24,01 kg Kal. Die Gärung macht also nur 3,6 % der durch Oxydation auslösbaren Wärme frei. (Rubner, Arch. f. Hyg. XLIX, S. 399.) Die Umwandlung des Asparagins durch Bakterien liefert nur 9 % der Wärme, die durch die Verbrennung gewonnen werden kann. (Nawiasky, Arch. f. Hyg. LXIV, S. 231.)

## VII.

### **Der Kreisprozeß des Kraftwechsels und die materielle Funktion der Lebenssubstanz.**

Nachdem so der Hauptsache nach der Prozeß der „Ernährung“ charakterisiert ist und zwar als ein Akt der Energieversorgung für den Bionten, können wir weiter einen Versuch machen, diesen Vorgang in seine Phasen zu zergliedern.

Über den inneren Aufbau des Bionten eine bestimmte Anschauung zu äußern, ist bei dem heutigen Stande des Wissens kaum am Platze; die nachfolgenden Betrachtungen machen nur die eine Voraussetzung, daß die Bionten trotz ihrer Vergänglichkeit bei Nah-

rungsmangel doch bei normaler Ernährung dauernde Gebilde sind. Da sie die Einheiten darstellen, können sie ebensowenig wie ein chemisches Molekül eine Einbuße erleiden, ohne sofort zusammenzubrechen. Die Nährverluste des Körpers, von denen oben gesprochen wurde, sind nicht Teilverluste eines Bionten, sondern ein Zugrundegehen eines ganzen Bionten.

Dies vorausgeschickt, kann man sich die Ernährungsprozesse in folgender Weise klarlegen<sup>1)</sup>.

Zwischen dem Akt der Annäherung der Nährstoffe an den Bionten und dem Akt des Auftretens von Wärme als Schluß, vollzieht sich offenbar das, was den Kernpunkt der Ernährung und des Lebens überhaupt ausmacht. Die im Nährstoff vorhandene Energie hat irgendeinen Vorgang an den Bionten vollzogen, welcher Art ist dieser?

Der Biont, das haben wir gesagt, verändert sich ohne Nahrung schnell und wird durch letztere immer wieder regeneriert; er schwankt also zwischen Zuständen des Nahrungs(Energie)mangels und der Nahrungsbefriedigung ununterbrochen hin und her. Der eine Zustand muß in der Aufnahme von Energie durch den Bionten, der zweite in der völligen Umwandlung dieser Energie in Wärme oder Arbeit bestehen. Da nun die Energie auf den Bionten wirkt, gleichgültig aus welcher Nahrungsquelle sie kommt,

---

<sup>1)</sup> In wesentlichen Zügen habe ich die nachstehende Auffassung schon vor Jahren näher dargelegt, ich verweise auf Zeitschr. f. Biol. XIX, S. 395 und Physiologie der Nahrung in Leydens Handbuch der Ernährungstherapie Bd. I, S. 78, 1903.

so kann der Effekt nur in einer stets gleichbleibenden Veränderung des Bionten gesucht werden, die wir uns am einfachsten als chemische, d. h. Verschiebung von Atomgruppen oder ähnlichem vorzustellen haben. Der Biont tritt uns in zwei Grenztypen, gewissermaßen in geladenem und entladnem Zustande entgegen. Es ist also ein ewig sich wiederholender Kreisprozeß mit Energieaufnahme und -abgabe.

In welcher Weise die Energie übertritt, können wir nicht genauer sagen; Wärme könnte nur übertreten, wenn ein hohes Temperaturgefälle vorhanden wäre; der Energieverbrauch kann aber auch in Analogie der Energieverteilung zwischen den Produkten einer chemischen Reaktion geschehen.

Wenn ich es versuchen soll, auf den Mechanismus dieses Kreisprozesses weiter einzugehen, so bewegen wir uns auf völlig hypothetischem Boden; immerhin hat es vielleicht ein Interesse, einen solchen Erklärungsversuch, für den sich manche Wahrscheinlichkeiten ins Feld führen lassen, zu wagen. Es wird unsere Vorstellungen vereinfachen, wenn wir uns erinnern, daß Leben und Ernährung ganz ohne Sauerstoffaufnahme unter einfacher Atomverschiebung und exothermen Spaltungen verlaufen kann, wenn wir also den Oxydationsakt ganz außer Berechnung lassen.

Der erste Akt, mit dem wir zu beginnen haben, ist die Spaltung der organischen Nährstoffe.

Die Ernährung, soweit der Nahrungsstoff in Betracht kommt, ist spezifisch, d. h. die verschiedenen Spezies sind nur auf die Verwertung bestimmter Nahrung eingestellt, wenn auch in der

überwiegenden Mehrzahl der Fälle Eiweißstoff, Fett, Kohlehydrat als solche Nährstoffe wiederkehren.

Spaltende Einflüsse auf organische Stoffe sind uns auf dem Gebiete der Fermentlehre in großer Zahl bekannt. E. Fischer nimmt für die Enzyme einen ähnlichen Bau an, wie jener ist, den die zu zerlegenden Stoffe besitzen, weil man nur so die „Annäherungsmöglichkeit“ begreifen könne. Sie wirken nach Ostwald reaktionsbeschleunigend, wie man dies sonst nur durch Erhöhung der Temperatur erzielen kann. Glattweg sie als auslösende Körper zu betrachten, geht nicht an, denn die Geschwindigkeit der Reaktion hängt von der Menge des Enzymes ab. Bei vielen dieser Fermentreaktionen kommt Sauerstoffaufnahme gar nicht in Betracht, häufig nur die Einfügung von Wassermolekülen. Doch kennt man auch echte Oxydasen. Die Vermutung, daß die Fermentierung ein reversibler Prozeß sei, ist durch die Erfahrung (Hill, Löwenhart, Taylor, Max Cremer) erwiesen. Wir erhalten durch sie auch einen Aufbau, Synthesen, wie dies für die Lipasen, für Maltase, bei Fett und Zucker bewiesen ist. Für die Eiweißsynthesen ist eine genauere Kenntnis des fermentativen Charakters wohl nur eine Frage der Zeit. Viele Fermentwirkungen sind thermisch indifferent, andere exotherm, die synthetisierenden sind endotherm. Letztere würden also zum Aufbau Wärme verbrauchen.

Die Fermente des Organismus sind häufig bestimmt, Vorarbeiten für die Ernährung der lebenden Substanz zu leisten, die Nahrung in geeignete Form zu bringen. Die Fermente sind an sich tote

Verbindungen, daher lassen sie sich auch nach dem Absterben der Zelle gewinnen. Sie sind aber Produkte der lebenden Substanz und diese selbst äußert analoge Kräfte, ja auch genau dieselben bisweilen wie das Ferment.

Die Einwirkung der lebenden Substanz auf die Nahrung können wir uns daher nach dem Schema der Fermentwirkung vorstellen bzw. beschreiben, denn erklärbar ist diese uns ja bis jetzt nicht. Es hat auch die Annahme einer nach Bedarf von der lebenden Substanz erzeugten vorübergehenden Fermententwicklung durchaus nichts Unwahrscheinliches an sich. Dieses Ferment würde sich nur dadurch von einem freien Ferment unterscheiden, daß es mit der lebenden Substanz in Verband steht und von dieser aus wieder annulliert, d. h. rückgebildet werden kann. Eine solche periodische Tätigkeit muß angenommen werden, weil die lebende Substanz eine Selbststeuerung des Nahrungsverbrauches zeigt.

Der Biont wäre sonach, um einen früheren Begriff aufzunehmen, ein „organisiertes Ferment“ von rhythmischer Wirkung, das annulliert wird, wenn die Aufnahme von Energie für die Zwecke des Bionten geschehen ist.

Der Biont ist dadurch lebend und äußert seine spezifische Lebenstätigkeit, sei es in chemischer Hinsicht, sei es durch gegenseitige Stellungsänderung, Erhöhung oder Minderung von Spannung usw.

Der Biont ist langlebig, sofern er immer Kraft zugeführt erhält; ohne sie verliert er seine Leistung und stirbt ab und wird den verschiedenen zerstören-

den Fermenten zugänglich, die Entwertetes zu spalten und aufzulösen haben. Er wird dann selbst zum Nährmaterial.

Welcher Art die Atomverschiebungsgrade in der lebenden Substanz sind, davon können wir uns kaum ein bestimmtes Bild machen; eine Hypothese herauszugreifen, ist hier kaum nötig. Nur eines ist gewiß, daß die Größe solcher Energieaufnahme durch die lebende Substanz im Verhältnis zu ihrem ganzen Energieinhalt niemals erheblich sein kann. Nehmen wir die allergrößten Energieumsätze, die ich kenne, so sind diese in jenen Fällen bei Bakterien gegeben, wenn ein Organismus im Tage so viel Energie aufnimmt, als er selbst repräsentiert. Da man sehr schnell nach der Aufnahme der Nahrung schon die spezifischen Respirationsprodukte findet und da man den schnellen Ablauf einer Muskelzuckung, einer Flimmerbewegung, eines Geißelschlags einer Bakterie kennt, so kann der ganze Prozeß der Spaltung der Nahrung in kürzester Frist vollzogen sein. Selbst wenn es sich nicht, wie wahrscheinlich, um Teile von Sekunden handeln sollte, sondern um eine Minute, so würde in dieser Zeit bei obiger Annahme eine Nahrungsmenge verbraucht werden, die nur  $\frac{1}{1440}$  der Energie ausmacht, welche die lebende Substanz selbst enthält.

Über etwaige Unterschiede der energetischen Bedürfnisse der einzelnen Bionten eines Organismus ist es müßig, Vermutungen auszusprechen, denn wir haben vorläufig keine Möglichkeit, uns darüber irgendeine Anschauung zu bilden. Eine völlige

Gleichheit des Bedarfs an Energie in der Zeiteinheit und im Verhältnis zur Masse der Bionten braucht natürlich nicht gegeben zu sein, wir sehen sogar bei Reizwirkungen zweifellos zeitweilige sehr große Differenzen des Energieverbrauchs auftreten. Durch Reize wird wahrscheinlich die Relation zwischen materieller und energetischer Leistung eines Bionten (Sekretion, Formtätigkeit u. dergl.) nicht geändert werden, weil der Reiz die Zelle in ihren Leistungen im ganzen auf eine höhere Stufe hebt, also auch in ihrem Ernährungs- und Rekonstruktionsvermögen. Da die Relation zwischen materiellen und energetischen Vorgängen bei den verschiedensten Spezies sich als eine konstante erweist, so spricht eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß trotz Differenzierung der Zellen in einem Organismus die Abweichungen von dem Mittelwert, den uns der Gesamtorganismus liefert, nicht allzu bedeutend sein werden.

Ich muß es mir versagen, in die Einzelheiten des Zellenlebens eindringen zu wollen; es ist die Zeit noch nicht gekommen, die physiologischen Verhältnisse der Zellen komplizierter Organismen zu begreifen. Auch die mikroskopische Untersuchung, die wenigstens das Auge an das Objekt selbst heranbringt, das sie schildern will, kann uns nur eine Vorstellung von den sichtbaren Vorgängen geben; daneben haben wir unsichtbar eine Reihe von chemischen Leistungen und energetische Prozesse, welche letztere dem Umfange nach die mächtigsten sind.

Was wir in der Zelle anscheinend in gleichartiger Ruhe vor uns sehen, ist in steter Umwandlung begriffen. Die leuchtende Flamme, schon bei Heraklit

als Sinnbild des Lebens gewählt, sie strahlt in gleicher Form und ist doch in jedem Momente ein Neues. Die Dämpfe strömen ihr zu, die Verbrennungsprodukte verlassen ihre Umgrenzung, und im Innern vollzieht sich in ununterbrochenem Gang die Spaltung und Vorbereitung der Gase zur Verbrennung. Der Glanz des Lichts scheint uns das einzig Bleibende, und doch sind es nicht nur die leuchtenden Teilchen, welche für sich in Aktion treten, sondern neben ihnen noch vielerlei chemische und thermische Umwandlungen allerart, die ebenso nötig zum ganzen Chemismus der Flamme gehören.

Für meine weiteren Betrachtungen halte ich es für durchaus notwendig, nur die Lebenseigenschaften der Organismen als Ganzes, deren Differenzierung im einzelnen eine ganz verschiedene sein mag, zugrunde zu legen. Auf der untersten Stufe des Lebens gelangen wir freilich auch so zur Betrachtung der selbständig lebenden Zelle als Individuen und Organismen.

Indem ich also nur von den letzteren ausgehe, glaube ich die Sicherheit zu haben, daß sich die einzelnen Grundeigenschaften des Lebenden gleichsinnig ausprägen. Der Organismus ist die Einheit, an der sich die Anpassung an die Lebensverhältnisse vollzieht; die letzteren können wir erforschen und feststellen; wir sind aber heute nicht in der Lage, für einzelne Organe deren Leistungen und gegenseitige Beziehungen wirklich aufzuklären. Wir wollen daher nicht dem Detail, sondern der Erforschung der allgemeinen Ziele uns zuwenden.

## VIII.

### **Funktionelle Akkommodationen.**

Wir haben auf Grund des Gesetzes der isodynamen Vertretung gesehen, daß die Energiesummen ein Ausdruck für die Lebhaftigkeit der Lebensprozesse eines Organismus sind.

Man wird sich die naheliegende Frage vorlegen, ob man diesen Satz zu verallgemeinern berechtigt sei, d. h. ob bei den einzelnen Individuen einer Art, bei verschiedenen Alterszuständen, bei verschiedenen Spezies, verschiedenen Gattungen, kurzum im Reiche des Lebens, die Energie ein Maß der Lebensaktion sei. Das wäre sozusagen eine Unitätstheorie des Kraftwechsels; sie würde nur berechtigt sein, wenn man einen gleichartigen Bau der lebenden Substanz voraussetzte. Die Ergebnisse einer solchen Untersuchung würden geradezu dazu dienen können, durch den Nachweis besonderer Eigentümlichkeiten des Energieverbrauchs, die Stammesgeschichte des Lebenden zu stützen oder zu erläutern. Einem so großen Programm und Ausblick gegenüber kann uns zunächst nur Kleinmut ergreifen. Wäre es denkbar, daß wir schon heute etwas über diese allgemeineren Fragen aussagen können?

Ein oberflächlicher Überblick über die Verhältnisse in der Tierwelt scheint einer solchen Annahme durchaus zuwider. Man braucht ja nur den Kraftwechsel bei jungen und erwachsenen Organismen zu prüfen, um beim Warmblüter zu finden, daß pro

Kilo Lebendgewicht der Energieverbrauch um ein Vielfaches verschieden ist; oder vergleichen wir in ähnlicher Weise verschiedene Warmblüterspezies, wir finden dann für dieselben biologischen Leistungen Differenzen im Energieverbrauch um das Hundertfache. Ja, wenn wir die Voraussetzung einer Unitätstheorie des Kraftverbrauchs auch vom Standpunkt der physiologischen Chemie prüfen, scheint das Ergebnis gleichfalls völlig ungünstig. Auch nur die oberflächlichste Betrachtung sagt uns, die lebende Substanz verschiedener Tiere kann keine Einheit chemischer Natur sein.

Der Aufbau der einzelnen Tiere ist, wie die vergleichende Anatomie lehrt, verschieden; also ist auch die chemische Beschaffenheit ihres Leibes verschieden, die Organdifferenzierung bietet die mannigfachsten Unterschiede. Die Größe der Zellen schwankt, ihre morphologischen Bestandteile sind äußerst variabel, die Sekrete und Exkrete differieren, bald sind die Organismen sehr leicht durch Hitze zu töten, bald sind sie sehr hitzebeständig, sie sind als Kaltblüter, als Warmblüter geboren, verschiedener Nahrung, verschiedenem Klima angepaßt.

Für den Akt des Ablaufes der materiellen Funktionen kann gar kein Zweifel sein, daß sie durch das ganze Tierreich qualitativ zum mindesten ungleiche sind; dafür gibt uns die physiologische Chemie unzählige Beispiele, beachten wir die Organverschiedenheiten der Wirbeltiere und Wirbellosen, das oxydative Leben und die anaerobe Existenz!

Wohin man sieht, Unterschiede, und da sollte sich das Leben so weit als Einheit gestalten, daß

für analoge Lebenszustände eine Übereinstimmung des Energieverbrauchs, und sei es auch nur näherungsweise, sich finden ließe?

Trotz alledem will ich nun versuchen, auch einige Argumente für die Unität herauszugreifen.

Der Gedanke der Verschiedenheit der Bausteine des Lebens zwingt uns ohne weiteres durchaus noch nicht, im selben Maße biologische Funktionen von gleicher Verschiedenheit zu erwarten. All dies verschieden gebaute Eiweiß, es lebt und ist sich doch darin gleich, daß es wächst, respiriert, sich nährt, bewegt. Wenn aber die biologische Einheitlichkeit über jener der chemischen Struktur des Stoffes steht, wie sie uns die Analyse des Toten erkennen läßt, so muß trotz alledem irgendein innerlicher einheitlicher gemeinsamer Grundzug vorhanden sein. Da das Prinzip des Energiebedarfs ganz verschiedene Lösungen chemischer Umsetzungen, also verschiedene Differenzierungen der Nahrung und der Zerlegung zuläßt, ohne in seinem Wesen verändert zu werden, so könnte es schließlich so liegen, daß gerade die chemischen Unterschiede der Organismen eine Akkommodationserscheinung sind, um die besonderen biologischen Aufgaben zu lösen und die Ansprüche des Energiebedarfs unter den Lebensbedingungen der Zelle zur Durchführung zu bringen.

Die Ungleichheit der Beschaffenheit des Lebensmaterials darf uns also nicht abhalten, der Lösung der Frage vertrauensvoll entgegenzusehen.

Den Beweis, daß wirklich nur Akkommodationen eines bestimmten gleichartigen Lebensgrundprozesses

an die jeweiligen Lebensaufgaben vorliegen, kann man erbringen. Darüber später.

Oben habe ich S. 42 gezeigt, daß die Intensität des Energieverbrauchs eine Funktion der Temperatur ist. Da nun die Kaltblüter und Einzelligen zweifellos das Optimum ihres Lebens bei sehr verschiedenen Temperaturen haben, so wäre auch dies, wie es scheint, ein Argument gegen die Verwendbarkeit des Energieverbrauchs zur Beurteilung der Intensität der Lebensvorgänge; denn man sollte denken, wo ungleiche Temperaturoptima sind, müßte auch ungleicher Energieverbrauch vorhanden sein. Wir dürfen uns aber die Beziehungen der lebenden Substanz zur Temperatur nicht nach einer bestimmten unverrückbaren Skala geregelt denken.

Die Beziehungen zur Temperatur, wie sie oben geschildert wurden und wie sie sich in der bekannten Abhängigkeit von der van't-Hoff'schen Regel äußern, gelten allemal nur für die Vorgänge bei einem Lebewesen, einer Spezies. Die Verallgemeinerung des Temperaturgesetzes, um mich kurz auszudrücken, auf alle Poikilothermen ist unerlaubt.

Dies ergibt sich am schlagendsten, wenn man den Energieverbrauch der Organismen von ganz verschiedenen Temperaturoptima betrachtet; da haben wir z. B. Bakterien, welche bei 60° und noch höher gut gedeihen, und solche, die bei niedriger Temperatur wachsen. Nach dem Temperaturgesetz betrachtet, müßten die einen einen ganz horrenden Energieumsatz haben, der alles sonst Vorkommende weit hinter sich ließe.

Ich habe diese Thermophilen direkt untersucht und gefunden, daß sie in energetischer Hinsicht gar nichts Eigenartiges bieten und jedenfalls keine größeren Energieumsätze aufweisen, als solche Bakterien, die bei 30° ihr Optimum haben.

Die jeweiligen Optima der Spezies sind thermische Akkommodationserscheinungen, die allmählich im Hinblick auf die äußeren Lebensbedingungen entstanden und offenbar berufen sind, bestimmte innere Vorgänge in der lebenden Substanz in gewissen Grenzen zu halten. Der Temperatureinfluß muß sich gewissen Aufgaben und Grenzleistungen des energetischen Prozesses akkommodieren, und dazu bedarf es einer ganzen Reihe chemischer Veränderungen des Bakterienleibes; sie sind aber sekundäre Momente und stehen im Dienste einer anderen Lebensäußerung, deren Dignität das Maßgebende ist. Die günstigste Leistung ist ein physiologischer Begriff.

Diese Beschränkung der energetischen Leistung, entgegen den Temperatureinflüssen, weist zweifellos darauf hin, daß die Lebensaktion im Kraftwechsel nur bestimmte Größen der Umsetzung ertragen kann. Dies wird durch Änderung der an dem Zellaufbau beteiligten Eiweißstoffe bewirkt. Organismen mit hohen Optima erhalten Eiweißstoffe als Nahrung, welche bei diesen hohen Temperaturen keine Koagulationserscheinungen zeigen, und treten natürlich auch mit dieser Eigenschaft in den Lebensverband. Sie äußern eine den energetischen Kreisprozeß verlangsamende Wirkung.

Die lebende Substanz vermag sich demnach von der Temperatur unabhängig zu halten; der energetische Verbrauch entspricht nicht den großen Differenzen der wirklich beobachteten Temperaturen der Optima.

Für die Bewegung der Atomgruppen in der lebenden Substanz besteht ein Grenzwert, der ohne Gefährdung der Existenz des Lebenden nicht überschritten werden kann.

Die optimale Temperatur liegt immer mehrere Grade unter der Tötungsgrenze. Diese Einrichtung steht offenbar im engsten Zusammenhang mit der zeitweilig eintretenden Erhöhung der Leistung der Organe, die bei den höher stehenden Wesen durch Nervenreize, bei den niedern Organismen in anderer Weise eingeleitet wird. Die Struktur der lebenden Substanz bestimmten Aufbaues erträgt nur eine ganz genau begrenzte Temperatursteigerung. Doch kommt bei Einzelligen eine individuelle, nicht ganz unbedeutende Temperaturakkommodation vor, die den Warmblütern völlig fehlt. Die Reizwirkung können wir uns als einen analogen Vorgang wie eine Temperaturerhöhung der lebenden Substanz vorstellen, als eine Beschleunigung des Kreisprozesses der Bionten. Übermäßige Reize gefährden das Leben der Zellsubstanz. Diese letztere kann als Optimum nur solche Temperatur haben, daß die üblichen funktionellen Steigerungen der Umsetzungen durch Reize die Grenze der Temperaturgefährdung des Individuums nicht erreichen.

Die Unitätstheorie kann, wie wir soeben gesehen haben, also auch einige wichtige Argumente für sich

in Anspruch nehmen; das wichtigste aber, das zur Entscheidung führen wird und einer experimentellen Prüfung zugänglich ist, habe ich noch nicht erwähnt: es ist dies die Frage der funktionellen Leistung. Man kann doch annehmen, daß, selbst unter Voraussetzung einer und derselben einheitlichen lebenden Substanz, deren tatsächlich gefundene Leistungen ganz verschieden ausfallen können, weil bei anscheinend denselben biologischen Leistungen die Funktionen, welche die lebende Substanz leisten muß, quantitativ verschiedene sind. Wie soll man aber erfahren, ob ein solcher Einfluß funktioneller Anspannung vorhanden ist? Haben wir denn nicht gesagt, daß wir auch bei Organismen, die bei gleicher Luftwärme ohne Leistung äußerer Arbeit, bei völliger Ruhe, bei gleichartiger Ernährung beobachtet werden, trotzdem für die Gewichtseinheit ganz ungleiche Energiemengen verbraucht werden? Ist das nicht der schlagendste Beweis einer großen Variabilität des Energiebedarfs der lebenden Substanz, ein Beweis der ungleichen spezifischen Eigenschaft derselben?

Durchaus nicht, weil trotz aller anscheinenden Gleichheit der Lebensleistungen die funktionellen Anforderungen ganz ungleiche sind. Die funktionellen Anforderungen lassen sich sogar genau messen und mit der Größe des Energieverbrauchs vergleichen. Bleiben wir zunächst bei Betrachtung der Warmblüter.

Soweit verschiedene Körpermassen der Tiere in Betracht kommen, haben wir auch verschiedene Verhältnisse zwischen Oberfläche und Gewichtseinheit, und diese Relation bedingt Verschieden-

heiten funktioneller Anforderungen, z. B. durch Ungleichheiten des Wärmeverlustes. Würden wir also die Größe der funktionellen Anforderungen in den Einzelfällen mit den Leistungen der lebenden Substanz in energetischer Hinsicht vergleichen können, so würde sich herausstellen müssen, ob die Ungleichheiten des Energieverbrauchs eine Folge bestimmter funktioneller Anforderungen sind.

Dies ist leicht auszuführen. Wir berechnen dazu den Kraftwechsel der Tiere und der Menschen statt auf die Gewichtseinheit auf eine Oberflächeneinheit, z. B. auf einen Quadratmeter.

Pro Quadratmeter Oberfläche finden wir, bei einer Spezies, bei verschiedener Größe der Individuen denselben Kraftwechsel; ja die Unterschiede ganz differenter Spezies sind so gering, daß man fast sagen darf, es liegen einheitliche Verhältnisse vor.

Ungleiche Oberflächen verschieden großer Warmblüter sind der Ausdruck für ungleiche funktionelle Leistungen. Die ungleiche funktionelle Arbeit ist offenbar das Einzige, woran sich die lebende Substanz des Warmblüters zu akkommodieren und wirklich angepaßt hat.

Die funktionelle Anforderung ist hier selbst energetischer Art, sie ist der durch die ungleiche Wärmeentziehung von der Oberfläche ausgehende Reiz. Eine ungleiche funktionelle Anforderung kann sich nie ausschließlich auf den energetischen Kreisprozeß selbst beziehen, weil dieser ja selbst nur wieder ein Ausdruck der gesamten Lebensintensität, also auch der materiellen Leistungen ist. Wären die materiellen Leistungen, wie Resorption, Herztätigkeit,

Sekretion usw., nicht an und für sich schon notwendige Voraussetzungen der größeren Lebensintensität, so müßten sie auch, abgesehen hiervon, vorhanden sein, um die Nahrung für den energetischen Umsatz heran- und die Zersetzungsprodukte abzuführen. Intensive Funktion ist als dauernde Leistung nur bei völlig adäquater Abstimmung der materiellen Leistungen möglich. Dies hat die eingehende Untersuchung des Stoffwechsels als Tatsache ergeben.

Was mag nun der Energieverbrauch der lebenden Substanz unter solchen Umständen sein, wenn die äußeren funktionellen Ansprüche etwa gleich Null wären? Energetische Leistungen müssen immer vorhanden sein, weil ja zumal bei der Temperatur der Warmblüter die Bionten fortfahren werden, Energie umzusetzen; der Energieverbrauch kann also selbst nicht Null sein.

Um solche Verhältnisse kennen zu lernen, müßte man an Tieren von ungeheurer Größe experimentieren, die auch noch ein Mammut oder selbst den Wal um ein Vielfaches überschreiten. Was wäre die Folge von solcher Monstrosität? Materielle wie energetische Leistungen wären auf ein Minimum abgesunken, und die Geschwindigkeit der Arbeitsleistungen der Bionten und Biogene müßte außerordentlich herabgesetzt sein. Trägheit, unendliche Trägheit aller Reaktion wäre die Folge. Solche Wesen wären schon deshalb im allgemeinen Kampfe ums Dasein, vor allem aber im Kampfe mit den inneren Feinden, den Krankheitserregern, so gut wie konkurrenzunfähig.

Nehmen wir, um ein konkretes Beispiel zu geben, die heutzutage oft gewählten Warmblüter-extreme zwischen Elefant und Maus, so sind die funktionellen Leistungen aller Organe beim kleinen Tier etwa siebzigmal so groß wie jene des Größten.

Die Steigerung ins Kleinste hat wegen des immens zunehmenden Nahrungsbedarfes, d. h. der übergroßen energetischen Leistungen auch ihre Grenzen.

Bei der Ausbildung großer und kleinster Säuger kommen in der tierischen Entwicklungsreihe demnach Akkommodationsvorgänge gewaltiger Ausdehnung vor, denen gegenüber die Unterschiede einer Spezies zwischen erster Jugend und Alter nur gering sind und nur Differenzen des Energieverbrauchs um das Dreifache oder etwas mehr bedingen können. Die ungleichen Größen des Energieverbrauchs kann man sich durch die ungleiche Geschwindigkeit des energetischen Kreisprozesses, mit dem dann die materiellen Vorgänge, selbst die des Wachstums, zusammenhängen, erklären.

Die Akkommodation erfolgt bei der Speziesentwicklung in ungeheuren Zeiträumen. Sie dürfte sich in ähnlicher Weise vollzogen haben, wie die Einstellung der Optima auf bestimmte begrenzte Leistungen, also durch geringe Modifikation der lebenden Substanz, wodurch der Kreisprozeß beschleunigt oder verlangsamt wird. Beim individuellen Wachstum, bei der allmählichen Größenzunahme des Individuums liegt immer eine fortschreitende Verringerung der Leistung, bei der Ausbildung kleiner Spezies aus größeren das Umgekehrte vor.

Der regelmäßige, bei jedem wachsenden Individuum vorkommende Fall der Akkommodation kann in folgender Weise gedacht werden.

Mit dem Größerwerden des Tieres fällt zuerst die Notwendigkeit stärkerer Reize aus, weil auch ohne dieselben die lebende Substanz den funktionellen Bedürfnissen gerecht wird. Die nötigen Impulse werden dann durch allmähliche Akkommodation des Nervensystems und auch ohne wesentliche Konstitutionsverschiedenheiten der lebenden Substanz eine Umwandlung erfahren können; bei den Korrelationen der einzelnen Organe untereinander sind Akkommodationserscheinungen auf Gebieten, die dem direkten Nerveneinfluß entzogen sind, wohl verständlich.

Aus alledem folgt, daß die lebende Substanz der Säuger der Unitätstheorie gehorcht, d. h. daß bei ihnen die Energiemenge als Maß der (funktionellen) Leistungen zu betrachten ist.

Denken wir uns beliebige Säugetiere so weit verkleinert, daß alle nur ein und dieselbe Oberfläche besitzen, so würden sie etwa denselben Energieverbrauch haben; die Gewichtsmengen solcher „Tierschemata“ würden allerdings nicht alle absolut gleich sein, aber doch annähernd. Wenn aber dieselbe Körpermasse die gleiche Energiemenge bei gleicher Leistung verbraucht, so wird ein gleichmäßiger Bau der lebenden Substanz vorausgesetzt werden können, wenigstens insoweit, als nicht der Chemismus, sondern nur der Energieverbrauch und seine Relation zur gesamten materiellen Leistung in Betracht kommt. Die

Akkommodation der Lebensgrundsubstanz der Säuger erfolgt also immer im Sinne der verlangten energetischen Leistung.

Daß dieses energetische Prinzip allgemeiner zur Geltung gelangt ist als die anatomischen Ähnlichkeiten der Säuger und der Stoffwechsel-Chemismus, liegt, glaube ich, in der Variabilität, die dieses Gesetz der Akkommodation der Tiere unter verschiedenen Ernährungsbedingungen gestattet. Wenn die lebende Substanz überhaupt nur an die oxydative Spaltung und einen engen Chemismus gebunden wäre; würden die Lebensbedingungen viel beschränkter sein, als sie es durch die Möglichkeit der Deckung des Nahrungsbedarfs durch Kräfte aus verschiedenartigen Quellen geworden sind.

Läßt man so, wie oben auseinandergesetzt, das Gesetz der Oberflächenwirkung nur für die Warmblüter, für die es bewiesen ist, gelten, so entsteht naturgemäß die Frage, wie sich wohl die Verhältnisse im Bereich der Kaltblüter oder bei den Wirbellosen und weiter hinab im Tierreich gestalten mögen.

Ich will mich da gar nicht auf die Frage einlassen, ob man dabei den Kraftwechsel der Kaltblüter ohne weiteres in seinen Einzelheiten und seiner ganzen Erscheinung mit dem der Warmblüter in Parallele stellen darf, obschon wir ja gesehen haben, daß in den allgemeinen Zügen der oxydativen Spaltung überhaupt kein Unterschied gegeben ist.

Wir wollen uns nur darüber orientieren, ob beim Vergleich von Kaltblütern verschiedener Größe die

Oberflächenwirkung sich gesetzmäßig fühlbar machen könnte.

Die Erörterung dieser Frage ist nicht so schwierig, als es vielleicht den Anschein haben mag. (Siehe auch: Rubner, Gesetze des Energieverbrauchs. 1902. S. 283.)

Ist auch die Akkommodation an die Kälte ohne allen Zweifel bei den Warmblütern der wesentliche Anstoß zu den spezifischen Leistungen der lebenden Substanz in energetischer Hinsicht, so ergibt sich gerade wieder auf experimenteller Basis ein Hinweis auf die bei den Kaltblütern zu erwartenden Unterschiede. Untersucht man nämlich verschieden große Warmblüter bei möglichst hoher Lufttemperatur, doch so, daß ihre Eigenwärme nicht zunimmt, auf ihren Kraftwechsel, so erweist sich, obschon Wärmeverluste gar nicht mehr in Frage kommen, die lebende Substanz in ihren Leistungen gleichfalls abgestuft nach der relativen Oberfläche. (Rubner, Biolog. Gesetze. Marburg 1887.) Man kann sogar durch Vergiftung mit Pfeilgift die Warmblüternatur ausschließen (Frank und F. v. Voit, Zeitschr. f. Biol. LXII) und dann bei gleich-erhaltener Körperwärme dieselben energetischen Verhältnisse finden. Manche haben gemeint, in diesen Vorgängen einen Beweis dafür erblicken zu müssen, daß eben die Kälteakkommodation gar nichts mit dem ungleichen Energieverbrauch ungleich großer Individuen zu tun habe; das ist aber ein Trugschluß.

Es ist ganz natürlich, daß, wenn der Organismus für seine Wärmeproduktionsaufgabe in der Kälte abgestimmt wird, diese Eigenschaft sich doch nicht plötzlich verlieren kann, wenn durch Erhöhung

der Lufttemperatur die Wärmeverluste gesetzmäßig kleiner werden. Der Wärmeverlust kann nie Null werden, da ja die lebende Substanz stets chemische Energie in Wärme überführt. Die gesetzmäßige Abstimmung der lebenden Substanz auch bei hohen Temperaturen genügt aber zugleich einer wichtigen weiteren physiologischen Aufgabe. Die relativ große Oberfläche erlaubt es den Tieren, bei steigender Temperatur mehr Blut nach der Haut zu führen, um sich zu entwärmen. Steigt aber die Wärme der Luft über die Bluttemperatur, so ist die Gefahr der Überwärmung bei den kleinen Tieren bedeutender, als bei den großen, denn die Oberfläche ist jetzt eine Einstromfläche für die Wärme geworden. Da wird die Haut der schweißsezernierenden Organismen zur Rettung, weil sie in dieser das Mittel haben, entsprechend durch die Wasserverdunstung sich zu schützen; und den Tieren ohne Hautdrüsen wird ihre einem großen Stoffwechsel in der Kälte akkommodierte Lunge der Rettungsanker, weil sie die Steigerung der Wasserverdunstung in entsprechendem Maße gestattet. Kälte- und Wärmeakkommodation, das erkennt man wohl, sind beides wichtige Faktoren, und beide sind von der Massen- und Oberflächenentwicklung abhängig, ja, es kann kaum zweifelhaft sein, daß der Kälteakkommodation die Wärmeakkommodation als gleichwertig zur Seite steht.

Bei den Kaltblütern steigt mit zunehmender Temperatur die Lebhaftigkeit des Kraftwechsels, um schließlich erhebliche Intensitätsgrößen des Umsatzes zu erreichen. Sie bedürfen in diesem Zustande geeigneter Entwärmungsmöglichkeiten, die sich im

Wasser, wie in Berührung mit Luft für kleine Tiere relativ günstiger gestalten, als für große. Die Möglichkeit des Lebens bei höheren Wärmegraden erfordert daher auch bei ihnen entsprechende Abstufungen der Zersetzungsintensitäten. Krehl und Mathes haben derartige Beziehungen zwischen Kraftwechsel und Körperoberfläche bei Kaltblütern direkt erwiesen.

Ich werde weiter unten noch einige Beispiele dieser Art für den Kaltblüter anführen, welche bisher übersehen worden sind.

Auch aus dem Leben der Insekten kann man an der Hand des allerdings dürftigen Materials, doch speziell für Larven, den Beweis der Beziehung des Energieverbrauchs zur relativen Oberflächenentwicklung führen.

Ich zweifle daher nicht, daß das für den Warmblüter gefundene Gesetz in sinngemäßer Anwendung und mit Beachtung der besonderen Eigentümlichkeiten vieler Wirbellosen auch auf letztere sich wird ausdehnen lassen.

Natürlich findet die hier dargelegte Bedeutung der relativen Oberfläche eines Organismus ihre schließliche Begrenzung bei gewisser Kleinheit des Wesens und bei enormer Ausdehnung der Oberfläche, wenigstens insoweit thermische Faktoren von Bedeutung dabei sind.

Die Oberfläche der Haut kommt aber nicht nur ausschließlich als Entwärmungs- oder Erwärmungs-ort in Frage, die Organismen stehen durch die Oberfläche ihres Körpers mit der Außenwelt in Kontakt und empfangen von hier die Reize, für welche sie empfindlich sind und welche sie zu verschiedenen

Funktionen und Leistungen anzuregen vermögen. Diese von der Außenwelt herrührenden Reize und die dadurch bedingten Leistungen gehen nicht der Masse, sondern zweifellos der Oberfläche proportional. Dort wo bei Metazoen weder Haut noch Darm entwickelt sind, der Austausch von Nahrungs- und Zersetzungsprodukten durch die äußere Begrenzung hindurch erfolgt, sind die Beziehungen von Masse zur Oberfläche zweifellos von einschneidender Bedeutung, indem mit der Massenzunahme der Energieumsatz und die Nahrungsaufnahme vermindert wird. Man wird also dem „Oberflächengesetz“ im Reiche des Belebten selber innerhalb solcher Grenzgebiete begegnen können, für welche thermische Gesichtspunkte gar nicht in Frage stehen. Damit wächst der Wirkungskreis dieses Gesetzes weit über den ursprünglich eng gezogenen Kreis hinaus und läßt uns hoffen, in recht zahlreichen Fällen anscheinend spezifische Unterschiede im Energieverbrauch als funktionelle zu deuten.

## IX.

### **Energetische und fermentative Vorgänge.**

Die energetischen Beziehungen zwischen homöothermen und poikilothermen Tieren, auf deren Verknüpfung miteinander ich eben hingewiesen habe, werden wir noch eingehender behandeln müssen, dabei aber vorerst auf ein ganz anderes Gebiet geleitet werden, nämlich auf die Vorgänge der Zersetzung der Nahrungsstoffe im Körper.

Der Warmblüter verdankt sein Wärmegleichgewicht einer sinnreichen Einrichtung; ein wesentlicher und charakteristischer Teil derselben ist eine Funktion seines Körpers, welche man die chemische Wärmeregulation heißt und die darin besteht, daß stets so viel Wärme erzeugt wird, als durch die Wärmeverhältnisse der Umgebung erfordert wird. Diese Regulierung geschieht auf nervösem Wege, indem die Organe um so mehr Wärme produzieren, je kälter es ist. Die aus chemischer Spannkraft entwickelte Wärme der Nahrungsstoffe kommt also im gleichen Grade zur Geltung, aus welchem Stoffe sie auch stammt. (Isodyname Vertretung.)

Diese Regulation reicht von sehr erheblichen Kältegraden bis zu Temperaturen von 25—33°; von dieser Grenze ab vermindert sich mit steigender Luftwärme die Wärmeproduktion des Tieres nicht mehr; es bleibt auf einem Minimum seiner energetischen Leistung, jede weitere Temperatursteigerung erschwert sogar dem Tiere das Innehalten der gleichen Blutwärme, die es nur durch besondere Wärmeverluste erzeugende Vorgänge (Blutkreislauf durch die Haut, Wasserverdunstung) erhalten kann (physikalische Regulation).

In diesem Zustand der Tiere können wir einen neuen wichtigen, für die Verallgemeinerung auf andere Tiergruppen geeigneten Einblick in den Lebensprozeß gewinnen. Wenn ich den Warmblüter seiner Wärmeregulation beraube, so wird er sich offenbar dem Kaltblüter, der auf gleiche Temperatur erwärmt ist, ähnlich verhalten.

Machen wir nun in diesem Zustande einen Iso-

dynamieversuch und geben Fett oder Kohlehydrat oder Eiweiß, so erhalten wir von den wahren Isodynamiewerten, besonders bei Eiweiß, etwas abweichende Zahlen, die aber sofort wieder dem Gesetz gehorchen, wenn wir die Lufttemperatur, in der sich das Tier befindet, erniedrigen. Ich habe diese Erscheinung die spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe genannt. Was ist sie aber dem Wesen nach, und was lehrt sie uns? Wir erinnern uns, daß das Auftreten der Wirkung in unser Belieben gestellt ist; wir brauchen nur im Körper Bedürfnis nach Wärme erzeugen, dann ist die spezifisch-dynamische Wirkung verschwunden und die exakte Isodynamie vorhanden. Es muß sich also dabei in der Tat (im wesentlichen) um das direkte Auftreten von Wärme bei der Umwandlung besonders des Eiweißes handeln; man kann also auch so sagen:

Bei Eiweißzerlegung wird eine erhebliche Menge von Energie frei, die der Organismus nur solange nach dem Isodynamiegesetze genau verwendet, als er bei kalter Umgebung besonderer Wärme bedürftig ist; er verwertet dabei das durch Eiweiß erzeugte Mehr an Wärme quantitativ genau. Das Eiweiß entlastet also dabei durch direkte Wärmebildung die sonstige Arbeit der lebenden Substanz.

Diese Versuche zeigen uns, daß die Umwandlung der Nahrungsstoffe oder, richtiger gesagt, speziell die des Eiweißes eine kompliziertere ist, als die anderer Nährstoffe. Es wird, um es kurz auszudrücken, das Eiweiß, wenn es nicht für Wachs-

tumszwecke dient, in zwei Teile, in eine N-haltige und eine N-freie Gruppe gespalten. Erstere wird allmählich durch Vorgänge wesentlich fermentativen Verlaufs abgebaut, wodurch unmittelbar Wärme entsteht. Wärme kann aber für die lebende Substanz nicht als Kraftquelle dienen, sie geht daher ungenützt verloren, wenn die Regulation gegen Kälte sie nicht benötigt. Die Energiespenderin im Eiweiß im engeren Sinne ist für den Lebensprozeß der Bionten nur die N-freie Gruppe, die wir uns aus verschiedenen Gründen als eine Kohlehydratgruppe denken können. (Ges. d. Energieverbrauchs, S. 383.)

Die N-haltige Gruppe ist keineswegs schon als Exkretbestandteil anzusehen, sie wird aber in die Ausscheidungsprodukte (Harn, Kot) allmählich abgebaut. Die Spaltung in den N-haltigen und N-freien Teil und diese weitere Umwandlung der N-haltigen Stoffe in die Endprodukte wird den größten Teil, wenn nicht den ganzen Betrag, der spezifisch-dynamischen Wirkung ausmachen. Wenn auch manche Fermentwirkungen thermisch indifferent verlaufen, wie die Labgerinnung und ähnliche Fällungen oder die Spaltung des Eiweißes durch Pepsin und Pankreasferment, so ist dies doch kein Gesetz. Die Invertierung des Zuckers, die Zymasewirkung erzeugen sogar recht nennenswerte Mengen von Wärme, und ebenso liegt es bei der Umwandlung des Asparagins und ähnlicher Körper seitens der Bakterien oder ihrer Fermente.

Für den chemischen Abbau des N-haltigen Eiweißanteils ist an der Möglichkeit einer Wärmeerzeugung nicht zu zweifeln. Aus diesen Ausein-

andersetzungen ist zu entnehmen, daß dort, wo keine besonderen nervösen Apparate für die Erhaltung des Wärmeleichgewichts bestehen, wie bei den Poikilothermen, ähnliche Verluste an Energie durch vorbereitende fermentative Bearbeitung des Nahrungsmaterials oder durch Abbau einzelner Bruchstücke des Eiweißstoffwechsels oder anderen Nährmaterials entstehen können.

Diesen Einfluß darf man sich aber quantitativ nicht allzu groß vorstellen, weil mit verschwindenden Ausnahmen bei freier Ernährung in der Natur überhaupt große Eiweißmengen gar nicht aufgenommen werden; solche Ausnahmefälle können sich nur bei fleischfressenden Organismen bilden. Auch diese leben aber niemals von fleischigen Teilen allein, sondern von ganzen Tieren, die sie als Beute verzehren, also auch von Fett.

Immerhin, wir könnten hier einmal Anlaß nehmen, von den fermentativen Prozessen überhaupt und ihrem Zusammenhang mit den vitalen Vorgängen zu sprechen, und dies mit besonderer Berechtigung, weil bei den auf niedrigster Stufe stehenden Einzelligen, bei Bakterien und Hefen zum Beispiel, die Fermentwirkung eine das ganze Ernährungsbild beherrschende Erscheinung ist.

Rührt nicht vielleicht die ganze Wärmebildung bei Bakterien und Hefen nur aus fermentativen Prozessen her?

Wenn man die neue Literatur betrachtet, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, daß man vor der Fülle solcher nachgewiesener fermentativer

Vorgänge überhaupt nicht mehr erkennen kann, was denn die lebende Substanz noch an chemischer Arbeit zu vollziehen hat oder wozu diese Spaltungen fermentativer Natur denn vorhanden seien. In Analogie des Satzes, daß das Leben eine Einheit sei, müssen wir ohne weiteres folgern, daß Kraftquellen für die lebende Substanz erschlossen werden müssen; irgendwo zwischen dem Gewirr und Schalten der Enzyme muß doch das sich finden, was wir als Substrat der Lebensunterhaltung unbedingt voraussetzen müssen.

Die Lehre von den Enzymen und deren Wirkungen muß in Verbindung zu den Lebensprozessen gebracht werden; die falschen Vorstellungen entstehen in der Regel in der Naturwissenschaft durch die Unmöglichkeit oder die Vernachlässigung der Anwendbarkeit der quantitativen Methoden. Die messende Methode muß uns auch hier auf einen festen Boden stellen.

Ich will hier gleich das bekannteste Beispiel einer solchen Fermentfrage herausgreifen, die Alkoholgärung durch Hefe. Die Literatur der neuen Zeit bietet keine Klarheit über die Rolle der Zuckergärung. Man hält diese für einen Ausdruck der Fermentwirkung. Vom biologischen Standpunkt kann damit unsere Kenntnis nicht befriedigt werden; das Leben eines Organismus kann doch nicht darin bestehen, daß er nur ein Ferment erzeugt, um Umsetzungen hervorzurufen. Zum mindesten müßte man neben dieser Gärung doch auch noch andere Stoffwechselforgänge nachweisen können. Die Frage läßt sich experimentell angreifen, die von der Hefe ent-

wickelte Wärme läßt sich genau messen. Ich habe die Menge des vergorenen Zuckers festgestellt und die entwickelte Wärme bestimmt. Bei dieser Gärung bildet die Hefe überhaupt keine andere Wärme, als sich aus der Zuckerzerlegung ableiten läßt; folglich muß ein Teil des Zuckers doch durch den Lebensprozeß zerlegt werden, und tatsächlich ist niemals so viel Ferment vorgebildet, als zur Zerlegung des von der lebenden Hefe zerlegten Zuckers notwendig wäre. Die Zuckerzerlegung ist im wesentlichen durch die lebende Substanz bedingt, zum weit kleineren Teil und hauptsächlich zu Beginn der Gärung durch das Buchnersche Ferment.

Einen ganz analogen Fall haben wir in der Zerlegung von Asparagin durch Proteus, wobei die Spaltung des Asparagins zwar auch durch das Ferment des Proteus mit in Angriff genommen werden kann, quantitativ aber weit hinter der Wirkung der lebenden Zelle zurücktritt. Es läßt sich zwischen der fermentativen und vitalen Leistung in beiden Fällen trennen und der auf den vitalen Prozeß treffende Anteil der Umsetzung feststellen.

Die Fermentwirkung braucht man aber keineswegs als eine biologisch nebensächliche Erscheinung anzusehen. Es würde zu weit führen, auf die Funktionen hier einzugehen, welche die Anwesenheit von Fermenten zu erfüllen imstande ist. Das Auffinden von Fermenten, die uns geradezu die ganze Lebensarbeit zu leisten scheinen, hat durchaus nichts so Wunderbares an sich. Sie sind ein Produkt der lebenden Substanz, aber selbst nicht lebend; also überstehen sie auch häufig das Ab-

sterben der Zelle und können aus letzterer hergestellt werden.

Ich habe schon oben erwähnt, daß wir uns die Aktion der lebenden Substanz als einen Ausfluß periodisch entstehender und sich zurückbildender Fermentgruppen vorstellen können, und wenn man das Leben der Hefe betrachtet, wird uns das zur Gewißheit. Die Gewinnung von Fermenten, welche an der Arbeit der lebenden Substanz beteiligt sind, ist also nur von der Möglichkeit abhängig, inwieweit wir die lebende Substanz so schnell töten können, daß der Fermentcharakter noch erhalten bleibt. Je größer der Energieverbrauch der Zelle ist, wie bei den Einzelligen, um so mehr Ferment ist zeitweilig vorhanden und um so leichter gelingt die Gewinnung. Es ist aber auch möglich, daß Zellen dieselbe Art von Fermenten, die sie zum Leben brauchen, abstoßen und in Vorrat behalten, weil dadurch gewisse biologische Vorteile erzielt werden. Ich kann aber auf die Frage, die etwas abliegt, nicht weiter eingehen.

Fermentativer und vitaler Energieverbrauch sind also bei den Poikilothermen zu trennen; der Energieverbrauch für vitale Zwecke ist kleiner, als uns die direkten Zahlen des Energieverbrauchs es erscheinen lassen.

Das homöotherme Wesen ist das höherstehende, auch in energetischer Hinsicht wegen des ökonomischen isodynamischen Prinzips, das seine Leistungen beherrscht.

Immerhin sind die aus besagten Gründen sich ergebenden Unterschiede nicht so bedeutend, daß

sie uns an weiteren Vergleichen zwischen Poikilothermen und Homöothermen hindern könnten, und insoweit Einzellige in Betracht kommen, so bin ich gerade für die Hefe in der Lage, die Größe des vitalen Energieverbrauchs näher angeben zu können.

## X.

### **Eine Unitätshypothese des Energieverbrauchs.**

Ich kehre nun zu dem im Kapitel VIII ausgesprochenen Gedanken einer Unitätshypothese des Energieverbrauchs der lebenden Substanz zurück, die ich dort bestimmt in der Art formuliert hatte, daß die lebende Substanz des Warmblüters als eine ursprünglich gleich organisierte Materie aufgefaßt werden kann.

Mein nächstes Ziel soll nun der Versuch sein, zwischen dem Energieverbrauch der lebenden Substanz der Säuger und Warmblüter und dann der niedriger stehenden Organismen ein verknüpfendes Band zu finden oder darzutun, wie etwa die lebende Substanz verschiedener Organismen gruppenweise Unterschiede bietet.

Die Lösung des Problems kann nur eine annähernde sein; das wird uns sofort klar, wenn man das relativ geringe Material vergleichend physiologischer Tatsachen betrachtet, welches über die Ernährung verschiedener Organismen vorliegt.

Was leisten die einzelligen Wesen in ihrem Energieverbrauch, und wie verhalten sie sich zu den Metazoen, vor allem zu den höher stehenden Wesen?

Ist das, was sich als Bedarf an Umsatz zeigen läßt, ein funktionelles oder spezifisches Bedürfnis der lebenden Substanz?

Für eine Reihe von Fällen bin ich in der Lage, hierüber Auskunft zu geben. Ich beziehe die vierundzwanzigstündigen Leistungen auf 1 g N des Körpers, ausgedrückt in kg Kal.

Bact. pyocyaneum, coli, Proteus vulgaris . . . . .	17,7	} Vitaler fermentativer Umsatz bei Wachstum ohne d. Ansatz berechnet.
Thermophile Spezies . . . . .	34,5	
Bierhefe ohne Wachstum mittl. Zuckerezufuhr . . . . .	39,8	
Bierhefe ohne Wachstum viel Zucker . . . . .	42,9	} Vitaler Umsatz.
Bierhefe wachsend in Würze . . . . .	43,3	
„ „ „ „ und viel Zucker . . . . .	48,9	} Vitaler Umsatz ohne den Ansatz berechnet.
Cholera asiatica, Typhusbazillen	42,7	
Diphtheriebazillen . . . . .	60,6	} wie bei Bact. pyocyan. usw.

Die lebende Substanz der angeführten Einzelligen hat einen Kraftwechsel, welcher nicht einheitlich ist, sondern ziemliche Verschiedenheiten aufweist. Die vorhandenen Unterschiede dürfen uns nicht wundernehmen, denn daß eine volle Übereinstimmung sich finden sollte, kann man nicht von vornherein erwarten. Ich muß aber erwähnen, daß nur bei der Hefe die Fermentwirkung sicher auszuschließen war, während bei den anderen, besonders den weniger üppig gedeihenden Pilzen, wie den pathogenen, der Energieverbrauch inklusive der Fermentwirkung bestimmt ist und vermuten läßt, daß letztere etwas mehr Anteil an den Umsatzgrößen (Energieverbrauch) nimmt, als bei den anderen Pilzen.

Die Konzentration der Nährlösung spielt keine Rolle, die Hefezelle wenigstens hat eine ganz ausgesprochene Selbststeuerung des Energieverbrauchs. In ihrem Kraftwechsel hängen die Bakterien von der Wärme ab, wie die Kaltblüter; sie müssen, ihrem jeweiligen Zustand entsprechend, Nahrung erhalten. Man kann auch bei ihnen durch ungenügende Nahrung die Zelleistung nicht herabdrücken. Man kann sie im Wachstum hemmen, aber ihren Kraftwechsel kann man nicht beliebig verändern. Wird nicht genügend an Nährmaterial gegeben, so stirbt die Zelle ab oder geht in den Ruhezustand über. Die Erscheinung eines Hungerstoffwechsels ist zum Teil energetisch unmöglich, weil der Kraftwechsel so großer Aufwendungen bedarf, daß Leibessubstanz und Reservestoffe schon in einem Tag oder dem Bruchteil eines solchen völlig aufgezehrt werden. Wir sehen daher verschiedene Hilfsmittel angewandt, um über diese Schwierigkeit hinweg zu kommen. Das eine ist die nach Bedürfnis eintretende Latenz des Lebens, zu der die Anhäufung von Stoffwechselprodukten beiträgt, oder die Bildung von Sporen u. dgl. Der Hungerstoffwechsel ist manchmal, wie bei der Hefe, auch dadurch ausgeschlossen, daß die Zellen keinen echten Eiweißstoffwechsel unterhalten können; die Hefe vermag nur ihr Glykogen anzugreifen, und dieser Vorrat reicht nicht sehr lange. Ansammlung der Stoffwechselprodukte hemmt die Umsetzungen, wie dies ja auch von der Rückwirkung der Spaltprodukte fermentativer Vorgänge auf die Fermente bekannt ist.

Diese winzigen Zellen sind in den Nährlösungen also ganz auf sich angewiesen und den äußeren Einflüssen natürlich fast schutzlos preisgegeben. Jede Wärmevariation durchdringt sie mit Blitzesschnelle. Ihr zweifellos sehr großer Energieverbrauch ist mit einer ebenso großen Wachstumsfähigkeit verknüpft, was ihnen die Existenz erleichtert.

Die Anhäufung ihrer Stoffwechselprodukte bringt sie mehr oder minder rasch zum Ernährungsstillstand, indem alle Funktionen in gleicher Weise gehemmt werden, oder wenn die Stoffwechselprodukte sich auf dem gleichen Prozentsatz halten, so sinkt die energetische Leistung um einen gleichbleibenden Bruchteil. Das ist eine außerordentlich wichtige biologische Tatsache.

Ja, selbst wenn die energetische Arbeit wegen Anhäufung von Stoffwechselprodukten völlig pausiert, so bedingt diese Ruhe nur Latenz des Lebens, wenn wir aber die Bakterien in Wasser suspendieren, so degenerieren die Zellen sofort.

Der Lebensvorgang ist also auch von der fermentativen Gruppe des Bionten aus zu hemmen, aber nicht durch Nahrungsmangel, sondern durch Spaltungsprodukte der Zerlegung.

Kommen wir auf die Frage nunmehr zurück, ob denn die lebende Substanz über den Rahmen der Warmblüter hinaus einen ähnlichen Energieverbrauch zeigt, so empfiehlt sich, an einer kurzen Übersicht das darzulegen, was wir vom Energieverbrauch wissen.

Ich gebe folgende Tabelle des Energiekonsums in kg Kal. nach eigenen und fremden Versuchen: pro 1 g N und 24 Stunden:

Säugetiere bei 15° Pferd 0,37 kg Kal.  
 Maus (20 g) 7,01 kg Kal. (kann sinken auf 4,2 kg Kal. bei 30—35°)

Diese Differenzen basieren auf funktioneller Anpassung.

Eidechse 20 g bei 23°.	0,52 kg Kal.	aus Zahlen von Regnault-Reiset berechnet
	37°.	1,52 „ „ (Krehl Sötbeer)
Cyprinus aureatus 85 g bei 30°	0,58 „ „	(ber. n. Jolyet u. Regnard)
Frosch (1 g jung) bei 18°.	3,3 „ „	
Seidenraupe, Embryo (0,4 mg) bei 24°	8,6 kg Kal.	
Larve I. Häutung bei 24°	(5 mg) 21,6 „ „	} nach O. Kellner ber.
„ III. „ „ „	(114 „ ) 19,8 „ „	
„ IV. „ „ „	(514 „ ) 11,5 „ „	
„ V. „ „ „	(2220 „ ) 4,1 „ „	
Puppe . . . . .	(1030 „ ) 2,4 „ „	
Schmetterling bei 23°	1,0 kg Kal.	(n. Farkas)
„ „ 24° (503 mg)	2,2 „ „	(„ O. Kellner)
Fuchsschmetterl. „ 20° (15 „ )	4,2 „ „	(„ Pott)
Maikäfer ? (1000 „ )	2,8 „ „	(„ Regnault u. Reiset)
Bakterien —	16—60 „ „	(„ Rubner)

Sieht man in das Gewirre von Zahlen, das heute noch die Werte über den Energieverbrauch verschiedener Warm- und Kaltblüter darstellen, so wird man ja sagen können, daß, was die Kaltblüter und Wirbellosen anlangt, das Material keineswegs den Bedürfnissen einer ordnenden Hand entspricht. Die Beobachtungen beziehen sich auf verschiedene Ernährungszustände, wohl nicht immer gleichmäßig

ruhende Tiere, auf ungleiche Temperaturen. Was letztere anlangt, so sind sie gerade bei den Poikilothermen von weit höherer Bedeutung, als für die Homöothermen, da bei ersteren ein Mehr von 1° Wärme den Kraftwechsel um 8 Prozent erhöht, bei den Homöothermen nur um 2—3 Prozent. Vor allem aber sind die ungleichen Größen der beobachteten Tiere zweifellos ein einflußreiches Moment. Und greifen wir gerade diesen Punkt heraus, so ist bereits von Krehl bemerkt worden, daß die Masse des Tieres von Einfluß auf den Kraftwechsel ist und gewisse Beziehungen zwischen Oberfläche und Umsatz auch hier bestehen. Ich kann dies nach eingehender Durchsicht des immerhin unvollkommenen Materials nur bestätigen. So läßt sich z. B. für die Larven des Seidenspinners auf Grund der Versuche von O. Kellner ganz unverkennbar ein Zusammenhang mit der Oberflächenvariation enthüllen, und Ähnliches ergeben die Experimente Potts an Fröschen und Kröten. Es ist noch keine exakte Unterlage, aber die Beziehungen lassen sich nicht bezweifeln.

Achtet man aber auf diesen Punkt, so ordnen sich die Ergebnisse des Kraftwechsels sofort klarer.

Ein Frosch von 1 g bei 18° mit 3,3 kg Kal., eine Puppe von 1,03 g mit 2,4, ein Maikäfer von 1 g mit 2,8 kg Kal. pro 1 Gr. N, all dies sind Werte, welche eine unverkennbare Zusammengehörigkeit aufweisen und ähnlichen Energiebedarf der lebenden Substanzen verraten.

Will man die Beziehungen der Kaltblüter zu den Warmblütern herstellen, so

müßte man sich eine geeignete Rechenbasis verschaffen. Dies gelingt in folgender Weise. Nehmen wir bei 15° die Wärmeproduktion der Warmblüter = 1039 kg Kal. pro Quadratmeter, so kann dieser Wert bei 30—32° auf ein Minimum absinken, das nur 61,3 Prozent der ersten Größe beträgt (G. d. E. V., S. 115) = 636,8 kg Kal. pro Quadratmeter. Für den Frosch läßt sich an der Hand aller mir bekannten Umsetzungsgrößen für 18° Temperatur und pro Quadratmeter etwa 219 kg Kal. Energieverbrauch berechnen; zum Vergleich müßten Warmblüter- und Kaltblüterwerte für dieselbe Temperatur vorliegen. Es ist nicht zweifelhaft, daß bei Erhitzung von Fröschen auf 37° ganz abnorm hohe Energiewerte gewonnen werden und die Tiere rasch zugrunde gehen. Diese Werte kann man zu einem Vergleich nicht heranziehen. Ein anderer Weg ist vielleicht sicherer; es liegen von Pflüger-Velten Experimente über die Oxydation von Warmblütern, deren Körperwärme man durch ein kaltes Bad herabgesetzt hat, vor. Bei 21° findet man pro Kilogramm und Stunde für das Kaninchen 181,4 cc O-Verbrauch (0°, 760 mm Dr.); ein normales Tier bei 22° Lufttemperatur braucht nach Regnault 642 cc O, bei 30° rund ein Fünftel weniger = 514 cc, so daß ein Verhältnis von 100 : 35,3 bei dieser Abnahme der Leibestemperatur besteht. Daraus ergibt sich an kg Kal. p. 23° rund 225 für den Warmblüter; der Kaltblüterwert = 219 kg Kal. p. 18° wäre noch zu erhöhen, weil ja die Basis des Vergleichs 23° Wärme sein sollte (p. 1° wäre rund 7 Prozent Wärme zu rechnen).

Da es sich dabei überhaupt nur um rohe

Schätzung handelt, mag auf weitere Rechnungen verzichtet werden; es ist zumal auch unbestimmt, ob nicht doch der Warmblüter, auf 23° abgekühlt, in seinen spezifischen Eigenschaften etwas Schaden nimmt, weil die nach tieferer Abkühlung folgende Wiedererwärmung kleinere Werte gibt, als die absteigende Reihe des Versuchs. So viel aber, glaube ich, zeigen uns diese Versuche, daß eine gähnende Kluft zwischen Warmblüter- und Kaltblüter-Lebenssubstanz bestimmt nicht besteht; im Gegenteil, beide stehen sich unter gleichen Lebensbedingungen ziemlich nahe.

Mit dem Energieverbrauch des Frosches haben wir dann das Bindeglied, das zu den Insekten führt, wie ich schon oben gezeigt habe.

Von den Puppen, Schmetterlingen, Käfern leiten dann die Zahlenwerte bei den Larven weiter abwärts bis zu deren jüngsten Formen mit nur 5 mg Lebendgewicht, unverkennbar abgestuft nach einer Größenordnung, die ganz an das Oberflächengesetz erinnert. Die kleinsten Larven stehen in der Größe des Energieverbrauchs bereits sehr nahe den Einzelligen, etwa den Bakterien, obschon diese noch unendlich kleiner sind. Allein bei der ungeheuren relativen Größe der Oberfläche dieser kleinen Wesen ist es begreiflich, daß schließlich ein Grenzwert besteht, von dem ab die weitere Massenverminderung und Oberflächenvergrößerung ohne Einfluß bleibt.

Ich komme also vom energetischen Standpunkt aus zu folgender Schlußfolgerung: Im konkreten Falle ist der Energieverbrauch der lebenden Sub-

stanz grundverschieden. Beseitigt man aber die Ungleichheit der Lebensbedingungen und führt diese auf Einheitlichkeit äußerer Verhältnisse zurück, so entspricht die energetische Leistung der Gewichtseinheit, bei den Säugern und Vögeln, die am genauesten erforscht sind, einer Konstanten, bei jenen Tierspezies, welche erst unvollständig untersucht sind, deren funktionelle äußere Faktoren noch nicht ganz exakt sich abschätzen lassen, doch einer Größe von solcher Annäherung, daß man von einem gleichartigen Wert des Energieverbrauchs der allen zugrundeliegenden lebenden Substanz sprechen und somit das als gegeben erachten darf, was ich unter Unität verstanden wissen will.

Die Unität soll nur eine große durchgreifende Gesetzmäßigkeit darstellen, neben welcher sehr wohl noch sekundäre Momente, die wir jetzt noch nicht kennen, auf den Kraftwechsel wirksam sein mögen.

Wenn sich also in dieser Weise die energetische Leistung unter Variation bekannter äußerer Einflüsse auf einen bestimmten Wert zurückführen läßt, so ist dieser energetische Prozeß aber nur die quantitative Variation ein und desselben Vorganges, und der mit ihm im nächsten Zusammenhang zu denkende materielle Umsatz entspricht der gleichen Abhängigkeit.

Es liegen dieselben Reaktionen dem konkreten Leben zugrunde, nur sind sie langsamer oder schneller verlaufend. Die Änderung des Energieverbrauchs ist durch relativ einfache Akkommodation, d. h. Änderungen, welche das Wesen des Prozesses, die Art

der Atom- und Molekularveränderung nicht, wohl aber die Geschwindigkeit des Kreisprozesses betreffen, entstanden. Die Unitätshypothese des Energiemaßes, die anfänglich widersinnig schien, hat also, wenn man die funktionellen Verschiedenheiten und möglichst weite Massenunterschiede bei den Tieren betrachtet, ihre Berechtigung erkennen lassen. Es wird Sache einer künftigen Forschung sein, dies lückenhafte Gerüste, das wir heute bieten müssen, weiter auszufüllen und zu ergänzen.

Wir dürfen also annehmen, daß die Grundlage alles Lebenden im Hinblick auf den energetischen Bedarf eine sehr einheitlich gebaute Substanzgruppe oder ein einheitlicher Molekularverband bildet, der einen Kreisprozeß von größter Ähnlichkeit durchläuft. Über die Natur dieser Gruppe können wir zurzeit nichts aussagen, aber schon der Nachweis, daß sie sich in bestimmter Weise hinsichtlich des Energieverbrauchs verhält, ist von größtem Interesse.

Diese Grundsubstanz, das haben wir weiter erkannt, akkommodiert sich genau dem funktionellen Bedarfe; also immer im Sinne einer ökonomisch arbeitenden Einheit.

Die größte Bedeutung als funktionelles Moment hat die Massenbildung. Die ungleichen Temperaturen dagegen können mehr oder minder in ihrer Wirkung auf die lebende Substanz abgeglichen werden, um den energetischen Kreisprozeß innerhalb bestimmter Leistungen zu halten. Die Optima sind Zustände gleichartiger energetischer Leistung und unabhängig von der absoluten Höhe der Temperatur, welche sich dabei findet. Die abschwächenden

Wirkungen niederer Leibestemperaturen sind von dem Optimum nach abwärts gültig.

Die Entwicklung der Tierwelt wird durch Massenentwicklung im wesentlichen auf eine höhere Stufe gebracht, von den Einzelligen auf die Stufe der höheren Kaltblüter und weiter die Warmblüterreihe hinauf.

Die Lebensexistenz ist am härtesten für die kleinen Wesen und die Einzelligen; hier treten die Anforderungen der Außenwelt mit größter Wucht heran, hier kann nur eine Lebenssubstanz sich bewähren, die enorme Leistungsfähigkeit besitzt, und so geartet sehen wir auch die kleinsten Mikroben vor uns. Ihre leistungsfähige Lebenssubstanz ist auch vielleicht berufen gewesen, das Grundelement der Metazoen und der Wesen mit Massenwachstum zu werden. Mit ihm beginnt irgendwo in der Entwicklungsreihe das ökonomische Prinzip der Sparung der Energie durch Massenbildung sich geltend zu machen. Dann erscheint in den Homöothermen ein weiterer Fortschritt.

Was sie durch Massenbildung einsparen, verbrauchen sie auf anderem Wege wieder, weil sie zumeist in einem Medium leben, das von weit niedriger Temperatur zu sein pflegt, als ihre Leibestemperatur ist. Die Kleinsten unter ihnen müssen allerdings die lebende Substanz fast zur alten Leistung der Einzelligen anspornen, sie tauschen aber dafür gleichheitlich hinfließendes Leben ein, das die jahreszeitlichen Hindernisse und die klimatischen Verhältnisse besiegt; und wieder ist es die Massenbildung, welche die lebende Substanz schont und den Nah-

rungskonsum einschränkt und mit ihren Regulierungskräften alle Energie sich nutzbar macht.

Die Benutzung auch der Wärmeentwicklung des Stoffwechsels im engeren Sinne zur Herstellung gleicher Zelltemperaturen bei den Warmblütern, dieser Sieg über die Kälte, ist ein wichtiges Organisationsprinzip, das ihnen die Existenzmöglichkeit auf dem ganzen Erdball ermöglicht.

Die Homöothermie muß auch vom Standpunkt des intellektuellen Fortschritts als eine wichtige Erzungenschaft bezeichnet werden. Das Leben der Homöothermen wird nur durch den periodischen Schlaf unterbrochen, die Sinnesorgane sind aber den Tag über stets bereit, Eindrücke aufzunehmen und zu verarbeiten; ihre Tätigkeit versinkt nicht mehr, wie bei den Poikilothermen, in den Dämmerungszustand, wenn die Temperaturen deren Körperwärme sinken machen. Es fehlen ihnen nicht mehr Perioden der Erinnerung und Wahrnehmung, wie den Kaltblütern, denen die sinkende Leibestemperatur die Nerven lähmt.

Damit haben wir die Kardinalfrage der Ernährung im engeren Sinne abgeschlossen und einen großen Teil des Lebenden in seinen gegenseitigen Beziehungen geschildert.

So ordnet sich also das, was uns im Leben eine unendliche Vielheit schien, zur wohlverständlichen Variation eines einheitlichen Prinzips der gleichartigen Lebensarbeit.

XI.

**Materielle und energetische Prozesse beim  
Wachstum.**

Die lebende Welt erscheint uns, ein gleichbleibendes Bild von Fauna und Flora, heute wohl ebenso gestaltet, wie es vor Jahrhunderten und Jahrtausenden gewesen sein mag, und trotz der Gleichheit ein ewiges Werden und Vergehen. Das Wachstum sorgt mit der Vererbung der elterlichen Eigenschaften dafür, daß in der äußeren Erscheinung der lebenden Welt weder Form noch Farben noch althergebrachte Lebensäußerungen sich ändern. Alles, was wir so mit dem Blicke zu überschauen vermögen, es ist in seiner Vielgestalt nur eine Speziallösung des allgemeinen Lebensprinzips.

In die Werkstätte des Lebens auch in dieser Hinsicht des Werdens vorzudringen, muß unsere Aufgabe sein, denn Wachsen ist neben dem Lebendsein die zweite wichtigste Funktion.

Die Morphologie hat mit dem Mikroskope in dieses wundersame Weben hineingeschaut und uns in den letzten Jahrzehnten von der ununterbrochenen Reihe der Geschehnisse, von dem Akte der Befruchtung an bis zur Ausbildung des Organismus, Kunde gegeben.

Das Neue wird das Abbild des Alten, weil es von den Eltern materielle Teile mit bestimmten Anlagen empfangen hat, spezifische Substanzen in den Geschlechtsprodukten konzentriert, oder weil es ein Stück der ganzen belebten Masse, wie bei den Ein-

zelligen, deren Teilstücke die Mutter- und Tochter-substanz nicht zu trennen erlauben, darstellt. Das Wachstum und die Vermehrung ist die sinnenfälligste Erscheinung der belebten Natur. Wir wollen versuchen, unser Problem auch an den Vorgängen des Wachstums zu erläutern. Welche Bedeutung hat die Materie, welche haben die Energieverhältnisse bei dem Wachstumsvorgang?

Man wird versucht sein, frischweg nur an erstere zu denken, weil Wachstum Massenbildung bedeutet und diese eben nur als materieller Zuwachs erscheint. Die Fragen lassen sich aber doch etwas mehr vertiefen, scheinen dann komplizierter und führen schließlich zu einer einfachen Lösung.

Ich schicke zunächst die Betrachtung einiger allgemeiner Grundzüge des Wachstums voraus, soweit sie die Auffassung als Ernährungsprozeß betreffen.

Unter Wachstum möchte ich im wesentlichen nur die unter Zellteilung- und Vermehrung erfolgenden Prozesse erfaßt wissen.

Naturgemäß muß dem Wachstum eine Zunahme der Masse der Zelle und, wie man weiß, eine solche des Kernes und Protoplasmas vorausgehen, wodurch, wie das Richard Hertwig näher auseinandergesetzt hat, das Verhältnis zwischen Kernmasse und Protoplasma eine Änderung erfährt.

Das Eiweiß, aus welchem die lebende Substanz beim Wachstum gebildet wird, kennen wir in seinem chemischen Aufbau zurzeit noch nicht; sicher ist es nicht identisch mit dem Eiweiß der Nahrung, sondern die letztere erfährt, noch ehe sie belebte Substanz wird, bereits eine Veränderung und Vorbe-

reitung in der Zelle. Auch das Nahrungseiweiß selbst ist in seiner chemischen Konstitution unbekannt; aber durch die Untersuchungen von E. Fischer, Kossel u. A. hat man einen weiteren Schritt vorwärts getan, so daß wir in absehbarer Zeit eine volle Klärung erwarten dürfen.

Im Akt des Wachstums liegt ein wesentlicher Teil des ganzen Lebensgeheimnisses begründet, es ist die Erschaffung des Lebens im vollsten Sinne des Wortes. Wenn aus der befruchteten Eizelle der im Verhältnis zu dieser ungeheure Organismus eines Säugers sich aufbaut, so hat die ganze spätere Körpermasse das Leben aus der Eizelle empfangen, nicht nur die Durchschnittseigenschaften, sondern alle die besonderen Eigenschaften des Individuums bis hinab ins kleinste.

Die rein morphologische Seite dieses Problems zu erörtern, kann nicht meine Aufgabe sein, das sei den Fachmännern überlassen. Die energetische Seite der Aufgabe zu behandeln; hat aber, wie ich meine, eine Berechtigung; wenn sie auch nicht in die Details der Vorgänge eindringt, so vermag sie doch die großen Züge dieser Wandlungen zu erklären.

Zunächst berührt uns die Frage der Belebung der Materie auch vom energetischen Standpunkt.

Manche behaupten, daß die Zeugung des Lebens nur durch die Aufnahme besonders großer Energiemassen in das vorher tote Eiweißmolekül erklärt werden könne. Niemand wird behaupten wollen, daß der Energieinhalt der lebenden Substanz nicht ein anderer sein kann, als der des unbelebten Eiweißes. Da der Aufbau ein anderer ist, muß sich

dies auch in dem Energieinhalt zeigen. Ob dabei aber eine Zunahme oder Abnahme eintreten wird, kann a priori nicht gesagt werden, da wir ja gar nicht wissen, welche Atomgruppen des Nahrungseiweißes in den neuen Verband übergehen. Pflüger meinte, daß die Zyangruppe im Eiweiß dominierend vertreten sei, wodurch der labile Charakter desselben eine Erklärung finde, nach O. Löw liegen labile Plasmaproteine mit Aldehyd- und Aminogruppen vor. Wie dem auch sei, diese Anschauungen sind beachtenswerte Hypothesen, aber zurzeit nicht näher prüfbar; vielleicht daß die Natur der Fermente einen ersten genaueren Einblick liefert. Diskutierbar ist aber eine andere Behauptung, welche in verschiedener Formulierung erhoben worden ist, nämlich die Annahme, daß lebendes Eiweiß einen sehr bedeutend höheren Energiegehalt als das tote Stammmaterial haben müsse.

Der Annahme, die lebende Substanz müsse einen sehr bedeutenden Energieinhalt besitzen, liegt, wie ich sehe, zumeist die irrige Anschauung zugrunde, daß diese Lebenssubstanz später besondere Kraftleistungen zu bieten hätte; dies trifft aber gar nicht zu, denn man wird doch z. B. den Fermenten, welche ungeheure Umsetzungen herbeiführen können und trotzdem unbelebt sind, nicht einen ungeheuren Energievorrat zuschreiben wollen. Im übrigen aber haben wir gesehen, wie die auftretenden Kräfte eben aus der Nahrung stammen. Auch der komplizierteste Aufbau der lebenden Substanz rechtfertigt diese Anschauung nicht; sehen wir doch beim Abbau des toten Eiweißes durch Pepsin und Pankreas-

saft sozusagen einen thermisch indifferenten Prozeß vor uns.

Manche wollen die Anhäufung von Energie auch nur auf bestimmte Zellgruppen beschränkt sehen; dahin gehört die Meinung Bechterews (Psyche und Leben, Wiesbaden 1908, S. 93 u. 188), die dahin geht, daß eine besondere Reserveenergie in den Nervenzentren sich findet.

Die Gehirn- und Nervensubstanz soll außerordentliche Energievorräte schon aus der Nahrung anhäufen. Außerdem sollen elektrische Ströme, die sich bei Molekularvorgängen äußern, auch für diese Anhäufung von Energie in Betracht kommen.

Die Nervenzellen seien besondere Aufnahmeapparate von Energie, die längs der „Nervenbahnen“ ins Zentralorgan gelange, „wo unerschöpfliche Energievorräte sich in Gestalt komplizierter, chemischer, insbesondere Eiweißverbindungen“ ansammeln. Die psychischen Erscheinungen mit ihrem Bewußtseinsinhalt sollen ein Ausdruck der Reserveenergiemengen der Zentren sein.

Die völlig hypothetische Natur derartiger Annahmen brauche ich kaum besonders zu charakterisieren; nichts spricht für sie, alles, was uns an experimentell erreichbarem Material zur Verfügung steht, dagegen. Ich erwähne nur folgendes:

Es ist in hohem Maße wahrscheinlich, wenn nicht gewiß, wie schon oben erwähnt, daß beim Wachstum nicht das Nahrungseiweiß direkt als solches aufgenommen, dem übrigen angefügt und belebt wird, sondern daß der materielle Akt in zwei

Phasen sich vollzieht; einmal in der Vorbereitung des Materials.

Dieser Akt verläuft, ohne daß dabei die Wachstumseigenschaft irgend etwas zu tun hat, vermutlich überhaupt nach Art fermentativer Vorgänge, denn er verläuft z. B. auch in an sich ruhenden, nicht aktiven Zellen, wie ich bei der Hefe nachweisen kann.

Erst aus diesem, dem Körper schon angepaßten Material wird das Biogen erzeugt, woraus sich ergibt, daß der Belebungs selbst eine zwar biologisch höchst bedeutsame, energetisch aber wohl ganz beschränkte Arbeit zugewiesen ist.

Untersucht man hungernde Tiere auf ihre Wärmebildung mittels eines exakten Kalorimeters, so erzeugen sie genau so viel Wärme, als man auf Grund der Verbrennungswärme des Eiweißes und Fettumsatzes zu erwarten hat, wenn wir dabei die Verbrennungswärme des toten Eiweißes als Unterlage der Berechnung nehmen. Ferner wird bei einem hungernden Tiere, wenn alles Fett zerstört ist, genau um so viel mehr Körpereweiß verbrannt, als auf Grund der isodynamen Größen zu erwarten ist. In beiden Fällen müßte man bei Annahme einer Energieaufspeicherung im lebenden Eiweiß natürlich erweisen können, daß beim Verbrauch und Absterben des Eiweißes mehr Energie frei wird, was sich aber tatsächlich nicht beweisen läßt.

Bei dem Aufbau lebenden Eiweißes müßte dann auch Energie verbraucht werden. Aus allen Tatsachen, die mir über den Energieverbrauch beim

Wachstum bekannt sind, läßt sich derartiges nicht annehmen.

Ich denke da z. B. an den Energieverbrauch der Säuglinge. In dieser Periode ist zwar der Kraftwechsel ein sehr lebhafter, aber dieser große Kraftverbrauch ist nicht bedingt durch die Bedürfnisse der neugebildeten Organmasse, sondern hängt nur mit den aus anderen Gründen großen energetischen Leistungen des kindlichen Körpers zusammen.

Besonders ausgeprägt und mächtig sind die Wachstumsvorgänge bei den Bakterien und Einzelligen überhaupt; ich habe auch diese Organismen unter den gleichen Gesichtspunkten wie die höheren Tiere untersucht und nichts gefunden, was als eine Aufspeicherung von Energiemengen, die über die Fehler der Methodik hinausgeht, sich deuten läßt. Ich habe die autolytische Spaltung der Hefe kalorimetrisch gemessen; wenn die lebende Substanz erhebliche Energiemengen gegenüber dem Baumaterial aufgespeichert hätte, müßte diese Energie als Wärme bei der Spaltung wieder erscheinen, was aber nur in untergeordnetem Maße geschieht. (Arch. f. Hyg., Bd. XLIX, S. 415.)

Man kann auch den Versuch so anstellen, daß man die Hefe erst autolytisch sich größtenteils abbauen läßt, sie dann füttert, worauf sie die Synthese vollzieht; es entsteht dabei nicht weniger Wärme als in einer Vergleichsprobe derselben Hefe, welche ohne Autolyse kühl aufbewahrt war (z. B. in autolyzierter Hefe 229,8 g Kal. p. 16 Stunden,

235,1 bei normaler Hefe. Arch. f. Hyg. XLIX, S, 403).

Dieses Ergebnis bestimmt mich zur Auffassung, daß die Erzeugung lebender Substanz überhaupt nach Art einer Fermentwirkung verläuft und daß diese Tätigkeit von der gleichzeitigen energetischen Funktion der Biogene abhängig ist.

Was soll man dazu sagen, wenn behauptet wird, das befruchtete Ei enthalte große Energievorräte zum Zwecke der besonderen Arbeitsleistung des Wachstums? Wenn man bedenkt, welch verschwindenden Teil des ganzen Tieres die Eizelle, aus der es entstanden ist, ausmacht, was soll diese Spur von Energie des Eies dem Körper nützen? Woher soll dann auch die Masse der Eier und Spermatozoen der neuentstandenen Tiere wieder ihre Energievorräte hernehmen, wenn nicht aus der Quelle, aus der alle Energie stammt, aus dem Nahrungsmaterial?

Es ist also kein Beweis zu finden, daß die Atomgruppierung des Eiweißes, welche es zum lebenden macht, mit einer großen Aufspeicherung von Energie zustande kommt. Eine Notwendigkeit, die Bildung der lebenden Substanz unter negativer Wärmerstörung verlaufen zu lassen, liegt auch nicht vor; höchstens der Gedanke der Labilität der lebenden Substanz regt zu solchen Gedanken an. Im übrigen braucht das lebende Eiweiß keine besonderen Kräfte zu leisten, es empfängt die Kräfte ja stets zu beliebiger Verwendung durch den Kraftwechsel zugeführt.

Das Wachstum wird bei den Umformungen des Kernmaterials und den sonstigen mannigfachen Diffe-

renzierungen des Zellinhalts, die sich dem Auge aufdrängen, bei diesem ganzen Aufruhr, der in der Zelle herrscht, als ein ganz besonderer Akt angesehen, der unter der Alleinherrschaft der Synthesen stehe, als ein Zustand, in welchem alles und jegliches dem Aufbau zu dienen habe. So tritt die wachsende Zelle in scharfen Gegensatz zur ausgewachsenen. Dieser Gedanke bricht immer wieder durch und übt auf die Anschauungen vieler Autoren einen ganz bestimmten Einfluß.

Wir wollen uns von dem betretenen Wege nicht abbringen lassen; wir müssen zunächst versuchen, die energetische Leistung der Zellen im wachsenden Zustande kennen zu lernen. Denn aus dem morphologischen Bilde können wir allein keine Schlüsse auf das Wesen des Vorganges ziehen, da das Auge uns über Art und Größe des Kraftwechsels nichts aussagen kann.

Es wird sich dabei, was ich vorausschicke, zeigen, daß das Walten zwischen Kraft und Stoff anders verteilt ist, als man annimmt.

Ich stelle zunächst den Satz voran: es gibt keine wachsenden Zellen ohne Wärmeentwicklung, soweit chlorophyllfreie Wesen in Betracht kommen. — Das Wachstum ist niemals in der Totalität der zugeführten Stoffe als Gewinn erkennbar und kein Beweis für eine ausschließliche Energieaufspeicherung der Zelle während dieser Periode erbracht; stets findet neben Wachstum ein Konsum der Nahrungsstoffe unter Zerstörung eines Teiles derselben statt.

Man stellte sich aber vor, daß dieser Ver-

brauch der potenziellen Energie der besonderen Aufgabe des Aufbaues der lebenden Substanz diene und hat dafür den Ausdruck Entwicklungsarbeit gewählt. (S. bei Tangl, Pflügers Arch., Bd. 93, S. 327 ff. u. H. Przibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biol. Probleme. Leipzig 1908, S. 27.) Dieser Begriff der Entwicklungsarbeit dürfte, wie ich glaube, geeignet sein, Mißverständnisse hervorzurufen. Die „Entwicklungsarbeit“ ist, wie ich noch später zeigen werde, nichts Eigenartiges an sich, sondern löst sich einfach in den neben dem Wachstum bestehenden Abbau der potenziellen Energie im üblichen Kraftwechsel auf. Die Ernährung und der Abbau von Energie ist das Primäre, sie müssen in jeder Zelle vorhanden sein, gleichgültig, ob diese nebenbei wächst oder nicht.

In einer wachsenden Zelle hat man also zwischen der Massenzunahme der Zellsubstanz und dem Kraftwechselprozeß als dem energetischen Bedürfnis der lebenden Substanz dieser Periode zu trennen. Wie diese Rechnung aufgeht und sich quantitativ entziffern läßt, davon später.

In den meisten Fällen wird dabei eine Scheidung der zum Wachstum und zum Kraftwechsel benutzten Stoffe vorhanden sein (N-haltige und N-freie Stoffe).

Bei den höheren Tieren, die gleich nach der Geburt sozusagen alle auch im späteren Leben nötigen Funktionen aufnehmen, ist es offenkundig, daß sie ohne einen Kraftwechsel neben den Wachstums-

vorgängen nicht auskommen können. Für das intrauterine Leben ist erwiesen, daß der Fötus nicht nur Ansprüche an Nahrungsstoffe erhebt, die zum Aufbau seiner Organe dem mütterlichen Organismus entzogen werden, sondern daß er sich an der „Respiration“, d. h. an dem Kraftwechsel beteiligt.

Eine solche Respiration, Umsetzung von Nährstoffen in Abfallstoffe mit Wärmebildung, hat sich auch für die Bebrütung von Vogeleiern und Insekteniern beweisen lassen, wie die Versuche von Tangl, Bohr, Farkas, Kellner u. a. quantitativ messend erwiesen haben. Im Zusammenhang mit diesem innigen Verhältnis zwischen Energieverbrauch und Dissimilation ist uns eine Reihe biologischer Betrachtungen wohl verständlich.

Jacques Löb (Über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906) erwähnt, daß die Seeigel und Froscheier sich nur bei Gegenwart von Sauerstoff teilen (S. 38). Traube hat 1859 gefunden, daß Pflanzensamen nur bei Sauerstoffgegenwart keimen, Froscheier entwickeln sich nach Godlewski auch nur unter den gleichen Bedingungen, und die Regeneration der Hydropolypen erfordert gleichfalls Sauerstoff. Der letztere ist in allen diesen Fällen nicht ein spezieller Schutzstoff, wie Jacques Löb annimmt (S. 41), sondern Oxydationsmittel, wie sonst auch im Leben. Die Degenerationen bei Mangel an Sauerstoff sind nicht Vergiftungen besonderer Art, sondern Absterbeerscheinungen, weil kein Kraftwechsel sich ausbilden kann. Schon bei der ersten Zellteilung im Ei (Löb, S. 101) zu der die Aufnahme von Nahrung von außen nicht

nötig ist, bedarf die Zelle der Sauerstoffzufuhr. Auch CO<sub>2</sub>-Abgabe bei der Furchung hat E. P. Lion (Journ. of Morphol., Vol. 7, S. 253. 1892) nachgewiesen.

Alle diese Beobachtungen sind kein Beweis, daß nur Entwicklungsarbeit geleistet wird, sondern der Ausdruck des neben dem Wachstum verlaufenden Kraftwechsels (der Dissimilation).

Wird die Zelle erwärmt, so beginnt auch der Abbau von Stoffen, das energetische Bedürfnis und die Notwendigkeit der Kraftzufuhr für diesen Zweck, Wachstum aber nur dann, wenn die Zelle über dieses Maß des minimalsten Kraftbedürfnisses hinaus ernährt wird. Die Beziehungen zwischen dem Energieansatz in Form von Anwuchs lebender Substanz und zwischen dem gleichzeitigen Kraftwechsel beim Abbau lassen sich numerisch ausdrücken; das Verhältnis hat für jede Spezies ein Optimum; keine Ernährungsweise, die dieses Optimum überschreitet, erzwingt ein größeres Wachstum. Das Verhältnis zwischen der Energiemenge, welche als Wachstumsgewinn erscheint, und jener, welche mit der Dissimilation verbraucht wird, nenne ich (in Prozenten ausgedrückt) Wachstumsquotienten.

Der Wachstumsquotient ist sehr variabel, gleich nach der Geburt groß, später sinkt er auf Null. Bei den Einzelligen scheint er eine gleichbleibende Konstante.

Bei den Warmblütern, welche normal an der Mutter sich entwickeln, macht (optimal!) die Menge des Wachstumsgewinnes rund ein Drittel von der

Gesamtsumme der bei vollem Wachstum täglich aufgenommenen Energiemenge aus. Der Energieverbrauch der Dissimilation überwiegt also ganz bedeutend, — und dies ist, nebenbei gesagt, beim Menschen in noch weit höherem Maße der Fall. Den während des intrauterinen Lebens als Wachstum erübrigten Teil der Nahrung schätze ich auf vier Zehntel, genauer 40,2 Prozent; aus Berechnungen der in Tangls Laboratorium angestellten Versuche komme ich auf die Zahl 39 Prozent, nur bei dem Hühnerei würde nach neueren Versuchen Tangls 57 Prozent als Wachstumszuwachs und der Rest bis 100 auf den Energieumsatz entfallen. Im Mutterleibe und bei der Bebrütung werden gewisse Funktionen zugunsten des Embryo von der Mutter oder dem brütenden Tiere geliefert oder anderweitig (z. B. durch Sonnenwärme) sichergestellt. Daher ist auch der Nutzeffekt, was die Menge der zuwachsenden Substanz anlangt, größer.

Der Wachstumsquotient kann nur bei gleichen physiologischen Bedingungen (gleicher Temperatur des Mediums oder Körpers, gleicher Arbeitsleistung) verglichen werden.

Von hohem Interesse ist es bei den niedrigstehenden Organismen, die sich gemeinhin durch eine enorme Vermehrungskraft auszeichnen und in wenigen Minuten ihre Körpermasse verdoppeln, den Wachstumsquotienten kennen zu lernen. Ich habe bei Bakterien gefunden, daß bei ihnen auch nur 12—31 Prozent, nach den Spezies verschieden, von der Gesamtenergie der aufgenommenen Nahrung als Wachstum gewonnen wird; also auch bei diesen

Organismen, von denen man vielfach nur das Wachstum zu kennen schien, ist der Energieumsatz quantitativ der bedeutungsvollere Vorgang. Ich kann dies auch für die Bierhefe bestätigen; wenn man den Energieumsatz außer Betracht läßt, der auf fermentative Prozesse zu rechnen ist, komme ich auf einen Wachstumsquotienten von 40 Prozent der aufgenommenen Energie, während 60 Prozent auf Kosten des Kraftwechsels zu rechnen sind.

Wenn wir uns daran erinnern wollen, so gehören die Bakterien und Hefen zu jenen Organismen, welche in ihrem Energieverbrauch die höchste Stufe einnehmen, die wir haben nachweisen können. Somit gewinnen wir den Eindruck, daß die Wachstumsquote durchaus nicht einseitig, sondern innerhalb verhältnismäßig nicht allzu großer Werte variiert, woraus dann weiter abzuleiten wäre, daß das maximale Wachstum mit dem Energieverbrauch bei der Dissimilation, also mit der energetisch ausdrückbaren Intensität der Lebensvorgänge zusammenhängt. Auch eine Reihe anderer Tatsachen besagt dasselbe.

Die Beziehungen zwischen Kraftwechsel und Wachstum drücken sich auch dadurch aus, daß die Kurven des Wachstums und des Kraftwechsels in Abhängigkeit von der Temperatur denselben Verlauf nehmen.

Für die Entwicklung des Froscheies ist von O. Hertwig die Gültigkeit der van't Hoff-Arrhenius-Regel, betreffend die Reaktionsbeschleunigung mit der Temperatur, erwiesen, für den Stoffwechsel der kaltblütigen Tiere gilt das gleiche.

Die einseitige Verschiebung der Größe des Wachstumsquotienten zugunsten einer Steigerung des Wachstumsgewinnes wird schon durch den Umstand, daß alles Neugebildete sofort an dem Energieverbrauch, d. h. der Dissimilation teilnimmt, limitiert; auch bei sehr erheblicher Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit würden aus diesem Grunde die Quotienten nur langsam zunehmen können. Der Wachstumsquotient ändert sich bei den Einzelligen nicht, auch wenn man die Temperatur variiert, er geht also dem allgemeinen Energieverbrauch proportional.

Die Wachstumsenergie, die sich in den Zahlen des Wachstumsquotienten ausdrückt, ist bei der Spezies im Durchschnitt etwas Bestimmtes, wie das mittlere Gewicht der ganzen Spezies zeigt.

Verrückt sie sich in irgendeiner Weise, z. B. wird sie bedeutender, so ist *ceteris paribus* das Riesenzwergwachstum die Folge; verringert sie sich, so entsteht das Zwergwachstum. Von einem Lebensjahr zum andern sinkt überall die Wachstumsfähigkeit der höheren Tiere. Die Wachstumseigenschaft erweist sich also als eine besondere Eigentümlichkeit, für die wir gezwungen sind, eine besondere substantielle Ursache voranzusetzen.

A priori kann man der Wachstumsquote jeden beliebigen Wert geben, daher könnte man den während des Wachstums auftretenden Energieverbrauch auch beliebig klein werden lassen und so schließlich zu einem überwiegenden Wachstum und verschwindenden Kraftwechsel gelangen. Dies ist in der Natur nirgendwo gegeben, wie schon einige

Zahlen beweisen, die ich oben angeführt habe; die Wachstumsquote ist offenbar, mit gewissen Schwankungen natürlich, an den Energieverbrauch der Biogene gebunden.

Die Leistungen materieller Art, welche die Biogene beim Wachstum vollziehen, sind übrigens nicht zu unterschätzen, ich will nur auf die Säuger zurückgreifen. Erinnern wir uns, daß diese im Gleichgewichtszustande des Lebens ohne Wachstum, energetisch ausgedrückt, nur 4 Prozent des Gesamtenergieverbrauchs auf materielle Vorgänge (Eiweißbedarf) verwenden müssen (s. o. S. 51), nehmen wir aber bei extrauterinem Leben im Wachstum 40 Proz. als Quotienten, so besagt dies, daß die materiellen Leistungen sich auf das Zehnfache im Wachstumszustande steigern können. Die Wachstumseigenschaft fügt also dem sonstigen Lebensbilde der Bionten gegenüber den wachsenden Biogenen einen hochinteressanten Faktor zu.

Nur intensiv energetisch tätige Zellen können eine entsprechende Wachstumsleistung haben, weil die Heranführung des Materials, die Vorbereitung gewisse materielle Zelleistungen voraussetzt, und auch nur solche Zellen durch die Schnelligkeit des Kreisprozesses ihres Lebens zu rascher Arbeit befähigt sind.

Beobachtet man die wachsende Zelle mit dem Mikroskop, so sieht man dieselbe in lebhaft formender Tätigkeit; da liegt der Gedanke nahe, daß während dieser Lebensperiode vielleicht doch der Energieumsatz, d. h. die Dissimilation der Zelle, über die Grenzen des Ruhestandes ohne Wachstum gesteigert ist. Will man über

diesen Vorgang Genauerer erfahren, so müssen wir quantitative Experimente anstellen; zu solchen eignen sich vor allem die Warmblüter wegen der guten Durchbildung der Methodik ihrer Untersuchung.

Ich will nicht näher in Einzelheiten eingehen, nur kurz sagen, wie die Ergebnisse dieser Studien lauten.

Schickt sich die Zelle zum Wachstum an, so nimmt, trotz des morphologischen Bildes, das uns die Zelle gewissermaßen in voller Umwälzung zeigt, der Kraftwechsel, d. h. der energetische Abbau und Kraftverbrauch nicht anders zu, als wenn wir die gleiche Menge Nahrung ohne Wachstum verabreicht hätten.

Der Satz gilt aber nicht für den Warmblüter allein, er findet sich auch bei den Hefezellen in gleicher Art bestätigt. Es ist zwar eine gewisse Mehrleistung in energetischer Hinsicht vorhanden, die aber nur aus Anlaß der erheblichen Zufuhr an Nährmaterial sich findet und mit einer spezifischen Steigerung des Energiebedarfs nichts zu tun hat. So lange die Nahrungsstoffe in die Zelle eingedrungen sind und als Vorratseiweiß etwas modifiziert, aber vor Autolyse geschützt lagern, sind sie tot und können keinen Kraftwechsel besitzen; mit dem Moment der Belebung sind sie gleichberechtigter Teil des Ganzen. Das Neubelebte braucht von der übrigen Lebenssubstanz keine „Kraft“ zu entlehnen, um seinen Funktionen zu genügen, es besitzt davon genau so viel, als es davon will und braucht — aus eigenem Umsatz.

Die neugebildete „junge“ Substanz erhebt keine anderen energetischen Anforderungen, als diejenige Substanz, aus der sie entstanden ist. Sie stellt sich sofort auf die vom Organismus beanspruchte energetische Leistung ein. Ein Zwerg in reiferen Jahren beansprucht nicht mehr Energiezufuhr, als z. B. ein Säugling von gleichem Gewicht unter denselben physiologischen Zuständen. Das junge und das alte Gewebe sind also im Energiekonsum von gleicher Größe.

Würde das Neuerzeugte auch nur einige Zeit hindurch von größerem Energiebedarf sein, als das, woraus es entstanden ist, so müßte es beim Säuger auf die Reize, die dessen Eigentemperatur erhalten, anders reagieren, als die lebende Substanz, die es erzeugt hatte. Es müßte also „innerlich“ von ganz anderer Konstitution sein, was aber schon oben bei der Frage der Unitätshypothese für den Säuger widerlegt worden ist, denn dieser zeigt im Energieverbrauch der Bionten die größte Gleichartigkeit.

Was man von solch besonderen Eigenschaften des jugendlichen Zelleibes behauptet, sind zweifellos nicht spezifische Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz, sondern, wie bei den Kindern, Äußerungen des Bewegungsdranges, wofür uns die Lust am Spiel und ähnliches die besten Fingerzeige geben.

Eine Ablagerung von Nahrungsstoffen eiweißartiger Natur kommt ohne Wachstum bei der Rekonstruktion der Gewebe unzählige Male vor, auch ohne daß dabei die energetische Leistung der lebenden Substanz eine andere wäre als sonst.

Ist aber die Ergänzung von Lücken in der Zelle mit Bezug auf die angesetzte Substanz etwas anderes als Schaffung lebender Substanz? Es gibt Fälle, bei denen die Größe der Rekonstruktion größer sein kann als das maximale Wachstum, ohne daß der Kraftwechsel irgendein abweichendes Verhalten zeigt.

Wenn totes Eiweiß in Lebenssubstanz umgewandelt wird, so ist dieser Vorgang zweifellos derselbe, ob er in einem Elefanten bei langsamem Kraftwechsel oder in einer Maus bei enormem Kraftwechsel erfolgt. Diese Umwandlungsarbeit, wenn man diesen leicht mißverständlichen Ausdruck gebrauchen will, ist eine konstante.

Die energetischen Leistungen, die solch ein neues Element übernimmt, sind davon ganz unabhängig und bestimmen sich nach der Größe der Organismen.

Wie sehr auch die morphologischen Änderungen beim Wachstum uns faszinieren, wir sehen keinen Anlaß, diese Änderungen mit einem großen Kraftwechsel verlaufend uns vorzustellen. Daß dabei Kräfte mit in Frage kommen, sehen wir ja an der Verschiebung der Kernmasse usw., aber damit ist nicht gesagt, daß dazu solche Kraftmengen notwendig seien, daß sie im Gesamtkraftwechsel sich ausprägen müssen; es mögen auch Prozesse mit verschiedener Wärmetönung nebeneinander verlaufen.

Wir können den während des extrauterinen Wachstums bestehenden Kraftwechsel nicht als Entwicklungsarbeit bezeichnen; daher ist dieser Begriff für das intrauterine Leben auch nicht anzuwenden.

Das schließliche Versagen des Wachstums hängt auch natürlich nicht mit einer ungenügenden Ausbildung der Resorption der Nahrung zusammen; ein eben ausgewachsenes Individuum kann das Mehrfache an Nahrung resorbieren von dem, was an Unterhalt nötig ist, den Wachstumstrieb wird man nimmer wecken.

Sind die Zellen eines jungen Tieres ungenügend ernährt, so geht das Wachstum nicht weiter, auch nicht unter Sinken des Kraftwechsels (wobei ein Sinken der Temperatur ja unvermeidlich wäre), sondern das Wachstum steht still, ohne daß sich deshalb die Fähigkeit zum Wachsen für die nächste Zeit verliert.

Hierher gehören die bekannten Erfahrungen Quetelets, der die Arbeiterklasse kleiner findet, wie die besser situierten Klassen; auch die Versuche O. Kellners mit dem Seidenspinner gehören hierher. Man kann die Raupen durch Verringerung der Nahrung zum langsamen Wachstum zwingen; sie verlängern dann in etwas die Dauer des Larvenstadiums, bleiben aber mindergewichtig, erzeugen kleinere Puppen, weniger Seide und kleinere Schmetterlinge.

Kommt aber ein älteres Gewebe mit einem jungen, in lebhafter Teilung begriffenen in Konkurrenz, z. B. die ausgewachsenen Zellen des Körpers mit malignen Geschwülsten, so obsiegen die jungen Zellen, die sich teilen. Bei Kaltblütern, die hungern, bilden sich nebenbei Regenerationen von Organen ungehindert weiter aus. Der laichende Lachs bildet seine Geschlechtsorgane und Fortpflanzungsprodukte trotz dem Hungerzustande des Tieres;

ein noch jugendlich belegtes Meerschweinchen bildet unbedingt den Fötus aus, auch wenn sonst die Ernährung mangelhaft ist. Die Wachstumseigenschaft ist gekennzeichnet durch die lebhafteste, auch bei großer Verdünnung noch mögliche Anziehung für Eiweiß; letztere ist um so intensiver, je jugendlicher die Zelle ist, und verliert sich allmählich.

Das Tier hört bei geringer Ernährung auf, überhaupt zu wachsen, vollzieht aber seine sonstige biologische Entwicklungsperiode. Obschon also das Wachstum künstlich gehemmt werden kann und somit latent bleibt, verliert sich trotzdem der Wachstumstrieb. Die Wachstumsfähigkeit kann in ihrer Begrenzung nicht von einer nur im Wachstum selbst entstehenden Schädigung oder einem mit der Zellmasse und Zellbildung unmittelbar zusammenhängenden Vorgang gebunden sein, weil sie auch da schließlich schwindet, wo sie überhaupt nicht in Anspruch genommen worden ist.

Wachstum ist aber nicht mit Rekonstruktion zu verwechseln, mit dem Wiederansatz verlorener Zellsubstanz, die jedesmal die früheren Grenzen innehält, um so intensiver wird, je größer der Verlust vorher war und in der Schnelligkeit des Verlaufs nur eine Funktion des Kraftwechsels überhaupt ist.

Das Wachstum ist natürlich an die Darbietung der entsprechenden Nährstoffe gebunden. In dieser Hinsicht muß es eine Wachstumsschwelle geben. Nach den von mir bei der Hefe gemachten Erfahrungen genügt es zum Wachstum nicht, ihr beliebig kleine Mengen N-haltigen Nährmaterials an-

zubieten. Sie kann nicht beliebig kleine Vorräte in längerer Zeit durch Aufspeicherung in sich ablagern. Die Wachstumsschwelle liegt da begründet, wo das Nährmaterial, das vorerst nur in die Zelle eingelagert wird, mehr als hinreichend ist, eine volle Zellteilung zum Abschluß zu bringen. (Rubner, Sitzungsberichte der kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften 1909, p. 164.)

Der Überschuß von N-haltigem Nährmaterial kann die Wachstumsgeschwindigkeit nicht beeinflussen, ist sie doch, wie wir vorläufig annehmen wollen, eine vererbte Zelleigenschaft.

Wie dieser Reiz dann ausschließlich zum Ausdruck gebracht wird, darüber hat sich für andere Zellen vor kurzem Richard Hertwig (Über neue Probleme der Zellenlehre. Leipzig, Engelmann 1908) ausgesprochen. Das Protoplasma bildet die Sekrete, erzeugt die Grundsubstanzen von Bindegewebe, von Knorpel und Knochen, Muskelfibrillen und Nervenfasern, es ist der Sitz der Sensibilität und Kontraktibilität. Wachstum des Protoplasmas ist somit entweder selbst schon Wachstum der funktionierenden Substanz oder Vorbedingung zu demselben. Dem Kerne dagegen kommt die Aufgabe zu, die Lebenserscheinungen des Protoplasmas auszulösen; dabei erfährt er durch seine Funktionen selbst sein Wachstum. Der Kern hat auslösende Kräfte, die sehr beschränkte Größe zu haben brauchen, so daß seine Vermehrung zunächst nicht ganz parallel dem Protoplasma-wachstum zu sein braucht.

Die sonst vorhandene Norm (Kernplasma-norm) wird etwas verschoben. Dann sucht die Zelle diese

Norm wiederherzustellen, indem sie auf Kosten des Protoplasmas wächst, und die Teilung setzt nunmehr ein.

Diese morphologisch-biologischen Anschauungen würden also mit meinen Beobachtungen über die zur Teilung führenden Nahrungsverhältnisse N-haltiger Stoffe sehr gut vereinbar sein. Die Geschwindigkeit der Teilung ist von dem Nahrungsmaterial an sich unabhängig und eine Funktion der lebenden Substanz der betreffenden Spezies, wobei Schwelle der Wachstumsgrenze, Nährstoffmenge, Absorptionsgeschwindigkeit und Größe der letzteren und Teilungsgeschwindigkeit zueinander abgepaßt sein müssen. Das Wachstum ist im Gegensatz zum rein energetisch verlaufenden Dissimilationsprozeß als Domäne materieller Vorgänge zu betrachten, welche jedoch an die gleichzeitige energetische Tätigkeit der Biogene gebunden ist und ohne diese nicht bestehen kann. Das Wachstum erfordert von den Biogenen energetisch kaum irgendwelche anderen quantitativen Leistungen, als sie ohne dasselbe unter denselben Lebensbedingungen stattfinden; es hängt die Masse des Wachstumseffekts aber mit den energetischen Vorgängen insofern zusammen, als erstere stets nur ein bestimmtes, in mäßigen Grenzen schwankendes Verhältnis zur Gesamtgröße des Energieverbrauchs darstellt. Bedeutende Wachstumsgrößen sind also nur bei bedeutendem Energieverbrauch zu erwarten, was nichts anderes sagen will, als daß bei großer Lebensintensität überhaupt auch der Wachstumseffekt die höchsten Stufen erreicht. Die Beziehungen des Wachstums zum Energiever-

brauch der Dissimilation sind hiermit im Prinzip erledigt.

Wenn wir so auch über diese gegenseitigen Beziehungen unterrichtet sind, so haben wir uns aus der reizvollen Erscheinung des Lebens gewissermaßen ein farbloses Schema herausgearbeitet, das zwar einen weiten Überblick über die Lebenserscheinungen der Natur der lebenden Substanz bietet; aber es bleibt noch manche Lücke für das Verständnis der wirklichen Welt, und diese auszufüllen, soll der nächste Abschnitt beitragen.

## XII.

### **Das energetische Gesetz der Begrenzung des Wachstums und der Lebensdauer.**

In der Entwicklung der einzelnen Spezies können wir bestimmte Lebensperioden unterscheiden, die in anscheinend unveränderlicher Weise sich wiederholen. Da ist bei den Säugern die Fötalperiode, an die sich die Jugendzeit anschließt, dann die Zeit der Reife, das Altern und der Tod. Den Lebensperioden entsprechen wieder bestimmte äußere Erscheinungen, die Ausbildung, die Begrenzung einer Leibesgröße, die jeder Spezies eigentümlich ist, das Auftreten der Fortpflanzung zu bestimmten Zeitpunkten, das Versiegen dieser Potenz usw.

Am einfachsten verläuft das Leben bei den ohne sexuelle Differenzierung sich fortpflanzenden niederen Wesen, hier gibt es keine bestimmten Lebensperioden. Das Leben besteht nur in fortwährendem Wachstum

und Teilung, so daß Neues und Altes nicht zu scheiden ist. Der Tod hat hier noch keine Einkehr gehalten. Wie kommen bei andern Organismen diese merkwürdigen Gliederungen des Lebens in einzelne Perioden, wie kommt Jugend, Alter, wie der Tod zustande?

Beginnen wir zunächst mit den kleinsten Lebewesen; bei diesen fällt uns sofort auf, daß auch sie, ähnlich wie die großen Lebewesen es zeigen, sich in der Größe der Zelle unterscheiden; ja, diese Differenzen zwischen Bakterienzellen und Amöben z. B. sind sehr bedeutende. Die spezifische Größe der Zelle hängt nach unserem heutigen Wissen, wie Boveri und Gerassimoff gezeigt haben, von der Größe ihrer Kernmasse ab; künstliche Variationen der Kernmasse, Halbierung, Verdoppelung, erzeugen halb so große und doppelt so große Zellen, wie solche mit der Kerneinheit. Eine solche Begrenzung der Wirkung setzt eine Regulationseinrichtung in den einzelnen Kernelementen voraus, die sich auf die Kerngröße wie auf die Protoplasmagröße und also deren Relation (Kernplasmastranspannung, Richard Hertwig) erstreckt. Kern und Protoplasmamenge stehen also in einem ähnlichen Verhältnis wie Blutkörperchenzahl und Plasma im Blute. Diese Regulation von Kern- und Plasmamasse betrifft zunächst nur die Relation beider Elemente zueinander. Dagegen ist damit nichts ausgesagt über den Grund, warum bei normaler Ernährung eine solche Verschiebung des Kernplasmaverhältnisses in der einen Zelle früher, in der andern später eintritt und zum Anlaß der Spaltung wird. Die Gründe für die Teilung dürften

auch nicht in der absoluten Größe der Zelle und ihrer Oberfläche und den dadurch bedingten Ernährungsverhältnissen liegen, wie Verworn annimmt (l. c. S. 569), da man ja durch künstliche Mehrung der Kernmasse usw., wie oben erwähnt, auch dauernd große Zellen erzeugen kann. Der Grund muß also in einer vererbten Anlage begründet sein, welche an die einzelnen Zellen verteilt wird und nur die Vereinigung einer bestimmten Kernmasse erlaubt; werden diese Substanzen künstlich vermehrt oder vermindert, so wird dauernd eine die Norm überschreitende oder hinter ihr zurückbleibende Kern- und Zellengröße gebildet.

Nach der Teilung sind die neuen Zellen zunächst meist nicht völlig ausgebildet; sie streben aber einem Zustande vollkommenster Ausbildung, den man Euexie (im Gegensatz zur Kachexie) nennen könnte, zu. Auch nach Störungen der Ernährung, Kern- und Protoplasmaverringerung, wie bei Hunger, wird der euektische Zustand durch Rekonstruktion wiederhergestellt, ein Beweis für die Massenregulation der Zelle. Nach den interessanten Versuchen bei *Lacrymaria olor* (s. Verworn l. c. S. 546), bei deren Zerschneidung in kernlose und kernhaltige Stücke erstere zwar auf Reize reagieren und Bewegungen machen, wie beim intakten Tier, schließlich aber der Nekrobiose verfallen, während die kernhaltigen wieder zum ganzen Individuum sich ausbilden, ist es klar, daß der Kern ein Mittel für die Größenbildung darstellt, gewissermaßen den Plan des Aufbaues leitet.

Ist die Kernmasse gegeben, so wird die

weitere Entwicklung nur von dem Wachstumsquotienten und der Intensität des Stoffwechsels beherrscht; beide zusammen ergeben die Masse des in der Zeiteinheit Errungenen. Dividieren wir die Größe der erzeugten Kernmasse durch die Menge der Kernsubstanz, von der die Entwicklung ausgeht, so bekommen wir die Anzahl der erzeugten Zellen und, mit Beziehung auf die Zeit berechnet, die Teilungsgeschwindigkeit. Die absolute Massenbildung schreitet in geometrischer Progression weiter. Das ist das getreue Bild der Entwicklung der geschlechtslos sich teilenden Zellen.

Die interessanteren Verhältnisse haben wir bei den sexuell differenzierten Lebewesen. Je differenzierter ein vielzelliger Organismus, desto komplizierter die innere Differenzierung einer Zelle.

In der Zeit des ersten lebhaften Aufschwungs naturwissenschaftlichen Denkens hat Buffon Mitte des 18. Jahrhunderts die Frage des Wachstums der Tiere vergleichend betrachtet und gemeint, der Lebensgang eines jeden Tieres verlaufe typisch, indem er sich in aliquote Teile, deren einer die Jugendzeit ist, scheiden lasse. Die maximale Lebensdauer bewertete er auf das Sechsfache der Jugendzeit.

Fast ein Jahrhundert später, 1856, hat dann Flourens diesen Gedanken wieder aufgegriffen und durch einige Untersuchungen über die Dauer des Lebensalters und der Jugendzeit, letztere gemessen nach bestimmten anatomischen Charakteren der Tiere, zu belegen gesucht. Sein Material, ausschließlich Beobachtungen an Säugern, ist aber sehr spärlich und nicht gerade sehr beweisend gewesen; ja

das Buffon-Flourens'sche Gesetz hat bei den Zoologen der späteren Zeit keinen Beifall gefunden, weil man es durch Verallgemeinerung leicht ad absurdum führen konnte. (Weismann, Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.)

Die Jugendperiode kann, wie man jetzt annimmt, in keinem gleichbleibenden Verhältnisse zur Lebenslänge in der Tierwelt stehen, weil diese in den Eigenheiten der Fortpflanzungsweise, die zum Zwecke der sicheren Erhaltung der Spezies verschiedene Lebenszeiten notwendig macht, begründet ist.

Das Buffon-Flourens'sche Gesetz mag also ungültig sein, wenn es sich um allgemeine Beziehungen zwischen Jugend und Gesamalter handelt. Die Ablehnung der Annahme, daß die Jugendzeit in einem konstanten Verhältnisse zum maximalen Lebensalter stehe, bringt uns keinen Schritt weiter; denn die Tatsache, warum die Tiere ungleich lange wachsen, ist damit nicht aus der Welt zu schaffen.

Da die verschiedenen Organismen durch die Natur mit verschiedener Körpergröße gebildet werden, so sieht man in der Wachstumsdauer einen zwar numerisch noch nicht überall exakt bestimmten, aber doch sehr einfachen Vorgang; man setzt voraus, daß die Bildung großer Tiermassen eben mehr Zeit erfordert, als die der kleineren Individuen.

Für die ungleiche Dauer der Wachstumszeit in Abhängigkeit von der Masse der Tiere, ließe sich als Beispiel anführen, daß die Fliegenmadsch schon in einem Tage, die Maus in 21 Tagen, der Elefant in 8766 Tagen = 24 Jahren ihre maximalen Körpergewichte erreichen. Die Annahme der Massen-

bildung als entscheidenden Faktors der Jugendzeit ist von bestrickender Einfachheit und, wenn man so extreme Beispiele wählt, ein besonders schlagendes Argument.

Wenn wir annehmen, die Jugendzeit ist ungleich, weil die zu bildenden Körpermassen verschiedene Wachstumszeiten erfordern, so haben wir damit unsere Aufgabe aber nicht erklärt, wir haben statt des Begriffs Zeit, den Begriff Masse eingeführt. Man wird logischer Weise nun ebenso gut fragen können: warum werden die Tiere ungleich groß? Man erklärt das durch Vererbung, große Tiere stammen von Eltern einer großen Rasse, und man könnte sogar noch hinzufügen als empirischen Satz, daß bei den Säugetieren das Reifegewicht nur ein begrenztes Multiplum des Geburtsgewichts ausmacht, daß größere Tiere auch größere Föten liefern usw. Weismann formuliert die Erklärung in der Weise, daß er sagt (Über die Dauer des Lebens. Jena 1882, S. 42) die Größe beruht auf Vererbung, nicht auf Ernährung, die Eizelle hat eben die Eigenschaft, nur eine bestimmte Anzahl von Zellgenerationen zu schaffen. Die Größe der einzelnen Tiere werde durch die Zweckmäßigkeit einer bestimmten Organisation bedingt.

Wie man sieht, läßt sich auf diesem Wege eine Erklärung nicht finden, denn die Antwort Weismanns auf die gestellte Frage ist keine Antwort.

Es mag sein, daß die Ausbildung abnorm großer Tiere schließlich ihre Grenze in der Schwerfälligkeit der Leitung einer solchen großen Masse von dem Zentralorgane aus findet, wie Helm-

holtz einmal angedeutet hat; denn die Nervenleitung erfordert schließlich erhebliche Zeiten und erschwert die Anpassung an die Aufgaben des Lebens. Würde man so an eine obere Begrenzung denken können, so ließe sich für den Säuger wenigstens auch eine untere Grenze darin finden, daß die Biogene den funktionellen Anforderungen natürlich nur auf eine bestimmte Höhe folgen können, weil ihre Leistung in dieser Hinsicht auch eine begrenzte ist (S. o. S. 66). Diese Gesichtspunkte würden aber nicht erklären, warum zwischen den Grenzwerten Warmblüter verschiedener Größe existieren.

Die Übertragung auf die Poikilothermen würde noch größeren Schwierigkeiten der Erklärung begegnen, weniger in der Richtung der maximalen Größen dieser, als hinsichtlich der Kleinheit der Tiere, der man natürlich einen weit größeren Spielraum lassen müßte, als bei den Homöothermen.

Solange wir uns an die absoluten Größen halten, die im Wachstum der Tiere erreicht werden, kommen wir keinen Schritt in der Erkenntnis weiter; wir müssen die Art, d. h. die Geschwindigkeit des Wachstums näher untersuchen.

Es ist gar nicht erwiesen, daß Made, Maus und Elefant nach ganz den gleichen Lebensgesetzen wachsen und in einheitlicher Stoffwechselftigkeit dem Endziele sich nahen. Die Resultate könnten das Ergebnis sehr verschiedener Prozesse von Wachstumsvorgängen sein. Man darf nicht das Endergebnis der ungeheuern Verschiedenheit der Wachstumszeit und ungeheuer verschiedener Endgewichte betrachten, sondern man muß die relativen Lei-

stungen ins Auge fassen, durch die Bestimmung der Zeit, in welcher gleichartige Gewichtsveränderungen erzielt werden. In der Tat, die Säugtiere wachsen ebensowenig wie die Einzelligen mit gleicher Geschwindigkeit. Die Zeiten innerhalb deren sich die Neugeborenen verdoppeln im Gewichte sind folgende:

beim Kaninchen	6	Tage	beim Schaf	15	Tage
bei der Katze	9	„	„ Rind	47	„
beim Hund	9	„	„ Pferd	60	„
„ Schwein	14	„	„ Menschen	180	„

Die definitive Größe der Tiere ist also sicher keine einfache Funktion der Wachstumsdauer; das Wachstum selbst muß individuelle, spezifische Eigenschaften zeigen.

Nach deren Feststellung wird sich erst die Frage aufwerfen lassen, warum auch das Wachstum zeitig begrenzt ist und nur in bestimmtem Maße fortschreitet. Wenn wir die relative Wachstumsgeschwindigkeit mit der absoluten Größe der Tiere in Vergleich stellen, so heißt das Ergebnis: Je kleiner das Tier, desto größer die Geschwindigkeit des relativen Wachstums.

Die ungleiche Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen Organismen ihre Jugend durchlaufen, muß uns in hohem Maße befremden, denn es scheint sich in dieser Erscheinung offenbar ein ungleicher Aufwand an Nährmaterial für einen und denselben Endzweck auszudrücken. Das eine Wesen muß lange leben, um seine Gewichtsverdopplung zu gewinnen, ein anderes hat in Kürze dieselbe Entwicklungsstufe erreicht; wenn ein Organismus, wie der Mensch,

aber dreißigmal so lange braucht, um seine Masse zu verdoppeln, so muß er eben dreißigmal so lange Nahrung verzehren, um relativ so viel Leibessubstanz zu erwerben wie das Kaninchen.

Welche Wege die Natur tatsächlich in den quantitativen Verhältnissen einschlägt, kann man a priori nicht sagen; ich habe daher versucht, für diese Vorgänge einen genaueren zahlenmäßigen Beleg zu finden, indem ich den Energieaufwand berechnete, der von der Natur gemacht wird, indem ein Kilogramm Neugeborener sich im Gewicht verdoppelt. Er muß selbstredend den Kraftwechsel bestreiten und die Massenzunahme des Körpers erübrigen. Das Resultat für den Energieaufwand bei der Verdopplung war folgendes, ausgedrückt in Kilogrammkalorien (Reinkalorien):

Pferd	4512	Schwein	3754
Rind	4243	Hund	4304
Schaf	3926	Katze	4554
Mensch	28864	Kaninchen	5066

Das Ergebnis ist wohl ein ganz unerwartetes:

Die zur Verdopplung des Lebendgewichts eines Tieres aufgewendete Kräftesumme ist mit Ausnahme des Menschen dieselbe, gleichgültig, ob die Tiere rasch oder langsam wachsen.

Zunächst ist also das eine bemerkenswert, daß zwar kein allgemein durchgreifendes Gesetz vorliegt, sondern zwei Gruppen von Organismen, von denen vorläufig wenigstens die eine Gruppe nur vom Menschen allein dargestellt wird. Es mag auch sein, daß man bei weiterer Ausdehnung unserer Kennt-

nisse auf weite Gruppierungen, z. B. unter den Vögeln, Kaltblütern usw. stößt.

Immerhin, die Gesetzmäßigkeit des Vorgangs ist für die weitesten Grenzen der Säugetiere ausgesprochen. Man könnte dieses Wachstumsgesetz das Gesetz des konstanten Energieaufwandes heißen. Zur Bildung von einem Kilogramm Tiergewicht werden rund 4808 kg Kal. an Nahrungsmaterial aufgewendet, bei der Entwicklung des Menschen gerade sechsmal so viel. Bei dem langsam wachsenden Pferd kommen keinerlei „Verschwendungen“ von Energie vor, sondern der gleiche Verbrauch wie bei dem schnell wachsenden Kaninchen oder der Katze, obschon diese Tiere zur Zeit ihrer Geburt um das Tausendfache im Körpergewicht verschieden sind. Es ist im höchsten Maße erstaunlich, daß ein so einfach zu formulierendes Gesetz auf dem Gebiete des Lebens sich geltend gemacht hat, und zudem bei solchen Organismen, die auf den obersten Stufen der Entwicklung stehen. Daß die Formulierung der Gesetze gerade auf dem Boden energetischer Erwägungen sich ergibt, wird uns natürlich auch weiter in der Betrachtung leiten müssen und bietet uns die Aussicht noch weiterer Ergebnisse. Der auf natürlichem Wege bei der Muttermilchernährung vollzogene Anwuchs kostet bei allen Tieren relativ genau das gleiche. Die Natur arbeitet bei den verschiedenen Spezies nach dem gleichen ökonomischen Prinzip, und nur für den Menschen ist es durchbrochen. Wie sich die dem Menschen nahestehenden Anthropoiden verhalten, ist leider nicht sicher zu sagen. Es wäre daher von

Bedeutung, diese Frage durch besondere Untersuchungen, am besten im Heimatlande der Anthropoiden, aufzuklären. Einen gewissen Anhaltspunkt gibt die Dauer der Trächtigkeit, auf die ich noch zu sprechen komme.

An diese wichtigen Tatsachen knüpft sich gleich die weitere Frage, in welcher Art denn die Natur dieses energetische Grundgesetz zur Durchführung bringt, ob sich die einzelnen Organismen etwa dadurch unterscheiden, daß die einen verhältnismäßig mehr und andere weniger von der Nahrung für das Wachstum erübrigen.

Prüft man, wieviel von dem gesamten aufgenommenen Energieinhalt der Nahrung bei den verschiedenen Spezies als Wachstum erworben wird — ich nannte dies den Wachstumsquotienten —, so findet man folgendes:

Von 100 kg Kal. der Zufuhr sind im Anwuchs:

beim Pferd	33,3%	beim Schwein	40 %
„ Rind	33,1 „	„ Hund	34,9 „
„ Schaf	38,2 „	bei der Katze	33,0 „
„ Menschen	5,2 „	beim Kaninchen	27,7 „

Der Mensch nimmt wieder eine Sonderstellung ein, er erübrigt nur 5,2 Prozent der Zufuhr während der ersten Verdopplungsperiode, die Säugetiere dagegen im Mittel 34,3 Prozent, also über das Sechsfache bis fast das Siebenfache.

Auch insofern bestehen merkwürdige Übereinstimmungen, als die Tiere in der Gesamtmenge der aufgenommenen Muttermilch sich ganz analog verhalten. Die Tiere bewältigen behufs des Wachstums doppelt so viel Nahrung, als sie im einfachen Er-

haltungsfutter zu sich nehmen müssen, der Mensch dagegen nimmt in dieser Lebensperiode stärksten Wachstums nur um ein Fünftel mehr an Stoffen auf, als er sonst im ausgewachsenen Zustande bedürfte.

Ist das Erhaltungsfutter = 100, so wird beim Wachstum aufgenommen:

Beim Pferd	189	beim Schwein	212
„ Rind	211	„ Hund	202
„ Schaf	211	bei der Katze	197
„ Menschen	120	beim Kaninchen	194
Mittel der Tiere		202	

Es herrscht also im Wachstum keine Willkür und Ordnungslosigkeit, sondern ganz unverkennbar eine ganz bestimmte gesetzmäßige Einrichtung des Energieverbrauchs im allgemeinen und hinsichtlich des Wachstumsquotienten und der Nahrungsaufnahme, welche dann zu ganz bestimmter Größe der Tiere führt.

Wenn ein Kilo Wachstum bei allen untersuchten Säugern den gleichen Energieaufwand gekostet hat, was folgt daraus für die Wachstumsenergie? Zwei wichtige Erfahrungen: einmal, daß die Größe der Wachstumsenergie bei den einzelnen Spezies sehr verschieden ist, denn die Wachstumszeiten bis zur Verdopplung sind ja ungleich; zweitens, daß der Kraftwechsel genau ebenso variiert ist, wie das Wachstum. Großer Kraftwechsel bei großem Wachstum, kleiner Kraftwechsel bei langsamem Wachstum.

Wir erhalten hier auf vergleichend physiologischem Wege also das bestätigt, was wir schon oben aus einer Reihe anderer Tatsachen über das Ver-

hältnis von Dissimilation und Wachstum ausgesprochen haben.

Unter gewissen berechtigten Annahmen kann man den Energieverbrauch im intrauterinen Leben schätzen; und wenn diese Zahlen auch nicht so genau sind, wie für die Neugeborenen in der Periode ihrer ersten Gewichtsverdopplung, so berechtigen sie doch zur Annahme der Gültigkeit des energetischen Wachstumsgesetzes.

Ich finde als Wärmeentwicklung während der Bildung von einem Kilogramm Lebendgewicht im intrauterinen Leben beim

Pferd	2028	} 2240 kg Kal. im Mittel.
Rind	1915	
Schaf	2728	
Schwein	2210	
Hund	2318	

Nur beim Menschen sind die Werte wesentlich größer, da er ja eine besonders lange Entwicklungsdauer besitzt.

Über die Entwicklungsdauer läßt sich auf Grund nachstehender Tabelle folgendes sagen:

	Zeitdauer der Verdoppelung beim Wachstum in Tagen	Entwicklungsdauer in Tagen
Pferd . . . . .	60	333—343
Kuh . . . . .	47	285—290
Schaf . . . . .	15	144—150
Mensch . . . . .	180	280
Schwein . . . . .	14	116
Hund . . . . .	8	63
Katze . . . . .	9	56
Kaninchen . . . . .	6	30
Pavian . . . . .	120	150—200

Die Entwicklungsdauer nimmt im allgemeinen mit der Größe des Tieres ab. Eine Ausnahmestellung hat der Mensch. Schaf und Mensch haben gleiches Geburtsgewicht. Beim Schaf dauert die Entwicklungsdauer nur halb so lange, als beim Menschen. Noch weit stärker differiert allerdings das extrauterine Wachstum beider.

Es erhalten alle Zellen bei dem Akte der Befruchtung das Maximum des Wachstumsquotienten; wie weit dieser von dem kurz vor der Geburt vorhandenen abweicht, ist nicht bekannt, aber es ist sicher, daß es auch für die intrauterinen Werte eine Maximalgröße des Quotienten geben muß, die nicht überschritten werden kann.

Nach meiner Meinung haben die Eizellen einen energetischen Umsatz, der den mütterlichen Zellen nahe kommt; sie sind also je nach der Größe des Muttertieres im Energieverbrauch verschieden. Daher beginnt vom Akt der Befruchtung ab bereits die differente Wachstumsweise. Im Körper bleibt die Frucht, bis sie durch die räumlichen Verhältnisse der Mutter (oder anderweitige Anpassungserscheinungen schon früher) ausgestoßen wird. Dann setzt das Wachstumsgesetz gemäß der oben gegebenen Zahlenverhältnisse ein.

Bei normaler Ausstoßung der Früchte haben die letzteren die relativ gleiche energetische Leistung hinter sich, und nunmehr schwächt sich mit jeder Verdopplung die Wachstumsenergie in gleichem Grade ab, wodurch

dann das Ende des Größenwachstums zustande kommt.

Beim Menschen nehmen die Wachstumsquotienten, wenn man die Zeit bis zum Ende des Massenwachstums in vier Gruppen zerlegt, etwa wie folgt ab:

I. Gruppe	4,4 %	bis zu $\frac{3}{4}$ Jahren	Gewicht	4,05—	8,1 kg
II.	„ 0,99 „	„ „ 4,5 „	„ „	8,1 —	16,2 „
III.	„ 0,51 „	„ „ 13 „	„ „	16,2 —	32,5 „
IV.	„ 0,50 „	„Vollendung d. Wachsts.	32,5 —	65,0 „	

Das energetische Grundgesetz der Wachstumsgeschwindigkeit klärt uns also über eine ganze Reihe von Erscheinungen und Eigentümlichkeiten der Wachstumsernährung auf.

Was bedeutet das Wachstumsgrundgesetz aber seinem inneren Wesen nach? Da bei dem Wachstum der Säuger die Produkte aus Zeitdauer des Wachstums und Kraftwechsel konstant sind — den Menschen ausgenommen —, so sind eben die Anwuchszeiten bis zur Verdopplung des Tieres genau umgekehrt proportional dem Kraftwechsel. Je weniger Tage zum Anwuchs nötig sind, desto intensiver ist der Kraftwechsel, und ebenso beschleunigt ist auch das Wachstum.

Das Wachstum ist also eine Funktion des Stoffwechsels der Neugeborenen, die Wachstumsquote konstant. Ein Tier, das einen intensiven Stoffwechsel hat, erübrigt durch das gleichsinnig gesteigerte Wachstum in kürzerer Zeit so viel, um seine Gewichtsverdopplung zu erreichen, wie ein anderes mit kleinem Stoffwechsel in langer Zeit. Der Wachstumstrieb, wie er sich in der Wachstumsquote aus-

drückt, ist bei den Tieren in der gleichen Wachstumsperiode derselbe.

Die Tiere werden mit dem gleichen Wachstumstrieb in die Welt gesetzt, es wird also zu den energetischen Eigenschaften der Bionten überall die gleiche Eigenschaft des Wachstumstriebes hinzugefügt.

Der Wachstumstrieb ist aber keine Naturkonstante, sondern, wie der Mensch beweist, ist es trotz gleichartigen Aufbaues der Biogene möglich, dem Wachstumsquotienten differente Werte zu geben. Somit ist die Wachstumseigenschaft, wenn wir auch nur zwei Beispiele von Verschiedenheiten bisher kennen, immerhin variabler als die Natur der Bionten.

Die zweite Bedingung, welche zu dem Ergebnis des energetischen Wachstumsgesetzes führt, ist der Kraftwechsel, welcher in demselben Maße ansteigt, wie die Verdopplungszeit kürzer wird. Diese Erfahrung läßt sich nun auch anders formulieren, da uns die Beziehungen der Kraftwechselintensität zur Masse des Tieres genau bekannt sind. Beide folgen streng dem Oberflächengesetz. Dem intensiveren Kraftwechsel der kurzen Verdopplungszeit entspricht pro Kilo Tier eine proportional gesteigerte Oberfläche. Damit ist auch das absolute Gewicht der Tiere scharf bestimmt. Der größeren Wachstumsgeschwindigkeit entspricht zwar immer ein kleineres Tier, aber nicht Körpergewichte, die etwa umgekehrt proportional zu diesen Zeiten stehen, sondern solche Gewichtsmassen der Tiere, die sich nach dem Oberflächengesetz aus dem Kraftwechsel berechnen lassen.

Das energetische Wachstumsgesetz hängt also in seinem Ergebnis eben von der absoluten Größe der jeweiligen Neugeborenen mit ab. Wachstumsquotient und die von der relativen Oberfläche abhängige Intensität des Kraftwechsels der Körpergewichtseinheit bestimmen das zahlenmäßige Ergebnis des Wachstumsgesetzes. Die Art des Fortschreitens des Wachstums ist bei den Tieren außerordentlich gleichartig, wie man aus dem Verlauf dieses Gewichtszuwachses ersieht, wenn er als Kurve ausgedrückt wird. Alle Beobachter, die über ein größeres Material verfügen, stimmen darin überein, daß letztere besonders am Anfange eine parabolische Gestalt besitzt. Dies sieht man auch bei den Kurven Einzelliger, wenn sie genauer untersucht werden. Bei den höheren Tieren, den Warmblütern, sieht man etwa drei Perioden in der Kurve ausgeprägt, die embryonale Periode, dann die erste extrauterine, die etwa in sechs Jahren ein Maximum des Ansatzes beim Menschen zeigt, eine weitere, die mit den sexuellen Vorgängen zusammenhängt. Robertson (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1908. Bd. 25, S. 581) hält das Wachstum für das Resultat einer autokatalytischen Reaktion und entwickelt Gleichungen, nach denen der Verlauf der Wachstumszeit sich darstellen lassen soll.

Ich möchte darauf hinweisen, daß manchmal sekundäre Einflüsse eine gewaltige Rückwirkung auf die Wachstumskurven ausüben. So zeigt das Larvenwachstum, wie mir bekannt, das Eigentümliche, daß gerade vor der Einpuppung das Massenwachstum enorm gesteigert ist; es zeigt ein Maximum, wo

andere Organismen bereits ein Minimum des Anwachses erkennen lassen. Auch das Wachstum des Froschembryos zeigt abweichendes Verhalten (Davenport, *Experimental Morphology*. New York 1899. Vol. II, S. 285).

Ob die Variationen der Wachstumskurve, besonders der in die Zeit der Pubertät zu verlegende zweite lebhafte Anstoß, ein Ausdruck erneuter Änderung des Wachstumsquotienten sind, möchte ich vorläufig nicht entscheiden, aber zu bedenken geben, daß neben dem inneren Trieb der Zelle, d. h. dem Wachstumsquotienten auch andere äußere sekundäre Momente sich kundgeben könnten. Beim Menschen fällt der erneute Anstieg der Wachstumskurve in die Zeit der Ausbildung der Muskulatur, die anfänglich in ihrer Entwicklung etwas zurückgeblieben ist, zum Wachstum dann der Übung und Arbeit bedarf.

Es gibt auch Tiere, bei denen sehr frühzeitig die Neigung zur Mast auftritt, so daß neben dem Aufbau der eigentlichen Lebenssubstanz Fett, Form und Masse bildend auftritt und die Gewichtsverhältnisse ändert. All das will natürlich im Einzelfall erwogen sein. Bei den Larven von Insekten ist die Mast vor der Puppenzeit eine so enorme, daß wir ganz abweichende Formen des Wachstumsverlaufes sehen. Ich deute alle diese Beziehungen nur an, um vor nicht hinreichend überlegter Verallgemeinerung dessen, was ich sagte, zu warnen. In all den Fragen müssen die biologischen Verhältnisse gründlich beachtet werden. Da die Wachstumskurven der Warmblüter

sehr gleichsinnig verlaufen, so kann man sagen, daß bezüglich des energetischen Wachstumsgesetzes die zweiten und dritten Verdoppelungen keine anderen Relationen ergeben werden, als die erste Verdoppelungsperiode, die natürlich den Vorteil besitzt, daß sie an der Mutterbrust durchgemacht wird und deshalb sonstige Ungleichheiten der Ernährung ausschließt.

Diese Verdoppelungsperioden sind beim Säugtier bereits durchaus begrenzte, wenigstens in ihren Relationen zum Geburtsgewicht; daher kommt der Formulierung des energetischen Wachstumsgesetzes für den Jugendzustand allgemeine Bedeutung zu.

Wenn die Tiere also ihre definitive Größe erreichen, sind sie trotz dieses Unterschiedes in einer Richtung völlig gleich: ihre Zellsubstanz hat bis zu diesem Moment, in der Säugetiergruppe wenigstens, gleichviel energetische Leistung vollzogen. Das ist offenbar der Angelpunkt für die weitere Betrachtung.

So unerklärlich also bisher die ungleiche Dauer der Jugend und das ungleiche Endgewicht der Säuger von der Maus bis zum Pferd auch gewesen sein mag, wir haben jetzt eine zahlenmäßige Verbindung zwischen den einzelnen gefunden. Es wäre nur noch zu entscheiden, warum allen Säugern an der gleichen Stelle in der Entwicklung Halt geboten wird und welche inneren Vorgänge nach einer begrenzten Leistung des Wachstums dieses erschöpft erscheinen lassen. Wir stellen die Beantwortung zurück bis zur Erledigung einer anderen Frage.

Schon oben habe ich aus dem energetischen

Verhalten bewiesen, daß Säugetiere und Vögel sogar eine in wesentlichen Eigenschaften übereinstimmende lebende Substanz als Lebenssubstrat besitzen, indem bei gleicher Größe und gleichen Außenbedingungen gleich viel Energie für die ausgewachsenen Tiere und für den Menschen erfordert wird. So sehr verschieden das morphologische Äußere aller dieser Wesen ist und so verschieden auch die Organdifferenzierung und die Einzelheiten der Zellen sein mögen, in dem entscheidenden Punkt des Kraftwechsels stimmen sie alle überein, und nicht nur im ausgewachsenen Zustand, auch in der Jugend, wofern sie nicht wachsen. Die energetischen Vorgänge müssen sich also in allen Fällen genauestens gleichen, was die Kraftsummen anlangt; sie werden sich zweifellos aber nicht hinsichtlich des Chemismus in allen Teilen entsprechen.

Die vorliegende Betrachtung über das Wachstum beweist, daß diese lebende Substanz auch hinsichtlich des Grades, in dem sie aus gleichem Überschuß Stoffe zum Aufbau anzieht und ablagert, d. h. auch hinsichtlich jener Kerneigenschaft gleich gebaut sein muß, die eine Stoffablagerung bewirkt, wie auch sonst der Zellbau im einzelnen morphologisch beschaffen sein mag.

Der Mensch allein zeigt uns aber, daß die Natur hier Varianten bildet. Schon im intrauterinen Leben ist die Größe des Wachstumsgewinnes im Verhältnis zum Kraftwechsel klein und bleibt es durch die ganze Jugendzeit. Dies ist um so wunderbarer, als der Mensch in seinem Rekonstruktionsvermögen

nach Stoffverlusten durch Hunger genau dieselbe Stellung einnimmt, wie alle übrigen Säuger. Vorläufig muß man sich mit der bestehenden Tatsache abfinden; mag sein, daß die Stammesgeschichte zur Erklärung mit herangezogen werden muß. Auch bei Einzelligen glaube ich gefunden zu haben, daß in der Ansatzquote Verschiedenheiten vorkommen.

Für die Rekonstruktion sind nur bestimmte Mengen von Affinitäten zur Angliederung von lebender Substanz, für deren Begrenzung die Zellgröße maßgebend ist, vorhanden. Im ausgewachsenen Zustande reagiert der Kern nicht weiter auf den Vorgang dieser Anlagerung von Stoffen, die ihn im Jugendzustand zur Teilung bringen.

Solange Wachstum vorhanden ist, werden mit der Bildung von zwei Kernen, die natürlich zunächst kleiner sind als das, was eben vorher eine Kernmasse ausmachte, neue Affinitäten entstehen, deren Zahl möglicherweise auch durch die Form der neuen Kerne eine Steigerung erfährt.

Das Tempo des Entstehens neuer Affinitäten im Wachstum ist begründet in der spezifischen Art der Zellteilung, die in der Mehrzahl der Fälle in gleichen Entwicklungsstadien nach Verdopplung oder Vervielfachung gesetzmäßig abnimmt, nach Maßgabe des energetischen Wachstumsgesetzes.

In ihrer Anlage ist also die Wachstumsgeschwindigkeit verschieden, spezifisch in der allmählichen Schwächung aber zeigt sie sich von den energetischen Vorgängen und der Größe des Kraftwechsels, den die lebende Substanz zu leisten hat, bestimmt.

Die Jugendzeit selbst, um die Frage zu berühren, von der wir ausgegangen sind, ließe sich auf Grund des energetischen Wachstumsgesetzes im Einzelfalle ableiten, wenn die Verdopplungszeiten mehrerer Zeitabschnitte bekannt sind. Hierzu könnten die Wachstumskurven, die aber bis jetzt nur für wenige Spezies exakt studiert wurden, als Unterlage dienen.

Jugendperiode wie Größe sind also Verhältnisse, die sich energetisch begrenzt erweisen; damit füllen sich die Grenzen, die zwischen den möglichen Extremen der Warmblütergröße liegen, völlig aus und die einzelnen spezifischen Tiergrößen ordnen sich als bekannte Größen ein. Hat die lebende Substanz der Tiere nach ihrer Geburt eine energetisch bestimmte Summe des Nahrungsverbrauches erlangt, so ist die Speziesgröße erreicht.

Wenn also alle Tiere in das Stadium der Vollendung des Wachstums treten, nachdem sie bis dahin pro Kilo dieselben Energiemengen verbraucht haben, so ist der Gedanke naheliegend, auch zu fragen, wie sich dann die entsprechenden Werte des relativen (pro ein Kilo Körpergewicht berechneten) Energieverbrauches bis zum Lebensende verhalten; mit anderen Worten, ob irgendeine Beziehung zwischen dem Verbrauch an Energie und Lebensdauer besteht und welcher Art dieselbe ist.

Der Versuch, hierüber Aufklärung zu gewinnen, kann naturgemäß sich nur auf den Umfang der oben angestellten Beobachtungen erstrecken. Hier stößt man aber auf außerordentliche Schwierigkeiten, die

in der ungenügenden Feststellung des wahren Lebensalters liegen. Dies gilt weniger für den Menschen, als vielmehr vor allem hinsichtlich des Alters der Tiere.

Bei einem Naturgesetz kommt es nicht darauf an, das maximale Lebensalter einzelner Individuen aufzufinden, denn dieses ist eine Rarität. Bestimmend müssen die Zahlen aus großen Reihen sein, in denen Maxima und Minima und alle sonstigen Fälle vertreten sind. Die meisten Werte werden um den Mittelwert sich ordnen. Für das mittlere Lebensalter habe ich nur für einige Fälle ein verwendbares, wenn schon nicht völlig einwandfreies Material gefunden, das in folgenden Zahlen sich wiedergegeben findet:

	Gewicht in kg	Lebensdauer	Jugendzeit	Lebensd. ohne Jugendzeit
Pferd . . . . .	450	35	5	30
Rind . . . . .	450	30	4	26
Mensch . . . . .	60	80	20	60
Hund . . . . .	22	11	2	9
Katze . . . . .	2	9,5	1,5	8
Meerschweinchen	0,6	6,7	0,6	6

Zur Feststellung des mittleren Energieverbrauchs für das ganze Leben nach der Jugendzeit kann man, um Vergleichszahlen zu erhalten, diese Berechnung am besten für den Ruhezustand durchführen, wobei aber zu bedenken ist, daß die wahren Werte durch gelegentliche Arbeitsleistung höher ausfallen können. Das Resultat war folgendes:

Reinkalorien (kg Kal.) pro Kilo für die Lebenszeit  
nach beendetem Wachstum

Pferd . . . . .	163 900	} Mittel der Tiere 191 600
Rind . . . . .	141 090	
Mensch . . . . .	725 800	
Hund . . . . .	164 000	
Katze . . . . .	223 800	
Meerschweinchen	265 000	

Soweit man es also bei der noch etwas unsicheren Altersbestimmung, besonders der kleineren Tiere, erwarten konnte, gehen die Werte des Gesamtenergieverbrauchs wenigstens insoweit überein, daß man behaupten darf, ein Kilo Lebendgewicht der Tiere nach dem Wachstum verbraucht während der Lebenszeit annähernd ähnliche Energiemengen.

In Zusammenhang steht damit der gleiche Energieverbrauch während der Jugendperiode, so daß man sagen kann, die im ganzen Leben verbrauchte (relative) Energiesumme ist annähernd konstant. Die Lebensdauer läßt sich demnach als eine Funktion des Energieverbrauchs der Biogene und Bionten ausdrücken. Gewiß wird es auch sekundäre Momente geben, die nebenbei Einfluß üben; solche schon jetzt zu erörtern ist gar nicht am Platze, wir werden es erst der Zukunft überlassen müssen, die Fragen im Detail auszuarbeiten.

Ganz besonders von Interesse ist die Stellung des Menschen. Der Mensch zeichnet sich durch seine hohen Zahlen des Energieverbrauchs vor allen übrigen Organismen aus. Mit Rücksicht auf das für die Jugendzeit festgestellte Energiegesetz, das die gleichen Verhältnisse zum Ausdrucke brachte,

zeigt sich das Leben der Tiere durch einen weit niedrigeren, zwischen den Spezies wenig differierenden Kraftkonsum gegenüber dem viel höheren Energiekonsum des Menschen charakterisiert.

Die lebende Substanz des Menschen bleibt ihrer ganzen Leistung nach durchaus nicht, wie man gewöhnlich mit Bedauern sagt, hinter den Leistungen anderer Warmblüter zurück, sondern ist weit lebenskräftiger als die der Tiere, wenn wir die Lebensdauer als Ausdruck eines wertvoller einzuschätzenden Protoplasmas betrachten wollen, was zweifellos richtig ist. Die Eigenart der menschlichen Biogene in energetischer Hinsicht scheint mir ein Moment zu sein, das für die Beurteilung seiner Abstammungsgeschichte eine hohe Bedeutung besitzt. Damit kommen wir auch zu einer bestimmten Formulierung des Begriffes Alter; er ist bei jeder Spezies relativ zu fassen. Der jeweilige Grad desselben würde sich etwa so ausdrücken lassen, daß man den Energieverbrauch eines bestimmten Zeitpunktes mit dem mittleren Energieverbrauch während des ganzen Lebens in Beziehung setzt. Bei dem Menschen würde man dann beispielsweise finden, daß er zur Zeit des Ausgewachsenseins etwa ein Drittel seines Gesamtlebensumsatzes erreicht hat, bei Beginn der Pubertät etwa ein Viertel. —

Es liegt hier zum ersten Male eine quantitativ faßbare Beziehung zur Lebensdauer vor. Natürlich wird man sofort die Frage stellen, wie es sich dann mit der Lebenslänge bei den Kaltblütern, bei den Wirbellosen, bei den Pflanzen und Einzelligen mit

sexueller Differenzierung verhält. Auf all diese Fragen kann man zurzeit keine Antwort geben, weil es an jeder faßbaren Unterlage zur Berechnung fehlt.

Die Lebensbedingungen der Tiere sind übrigens so mannigfaltig, daß man vorläufig nicht daran denken darf, ohne Würdigung der besonderen Verhältnisse, rein mechanisch die bei den Säugern gefundenen Bedingungen auf andere Lebewesen zu übertragen. Man wird schon bei den winterschlafenden Säugern, die während der kalten Jahreszeit in ihrer Kraftwechselgröße herabgesetzt sind, mit komplizierenden Einflüssen zu rechnen haben; bei den Kaltblütern und Wirbellosen wissen wir, daß das, was sie leisten, von zufälligen Wärmezuständen ihrer Umgebung abhängig ist, Kälte also mindernd, Wärme konsumierend auf ihre Kraftwechselvorgänge einwirkt.

Bei vielen Tieren erlaubt ihre Organisation eine fortlaufende Ernährung; bei andern, z. B. bei Insekten, ist die Ernährung nur auf eng begrenzt vorkommende Nahrung angewiesen, auf Pflanzen u. dgl., die nur wenige Monate des Jahres eine der Insektenernährung dienliche Entwicklung zeigen. Hier kann unter Umständen die lebende Substanz der Tierzelle überhaupt nicht in die Lage kommen, besondere Leistungen oder gar solche, die zur Erschöpfung führen würden, zu erzeugen. Es treten natürlich dann andere Gesichtspunkte für die Lebensbegrenzung in den Vordergrund. Ich will hier nur den Seidenspinner nennen, über dessen

Lebensvorgänge man wenigstens so viel weiß, daß man aus diesem konkreten Fall sich ein Bild solcher besonderer Fälle der Lebensbegrenzung machen kann. Die Entwicklung der Larven muß sich in der Ernährung an die Maulbeerblätter halten; die Larven lagern noch im wachsenden Zustand massenhaft N-haltige und N-freie Vorratsstoffe ab, um für die Puppenzeit gewappnet zu sein. In relativ kurzer Zeit ist embryonales Leben, Puppenzeit und die Periode des Imago durchlaufen, bei einem Energieaufwand, der kaum ein Zehntel der Leistungen eines Säugers ausmacht. Andere Insekten können im Imagostadium ein viel längeres Leben aufweisen. Bei Ameisen und Bienen verläuft ja im Durchschnitt das Leben der meisten sehr rasch, einzelne Individuen haben aber eine mehrjährige Lebenszeit, ein Beweis, daß die Lebenssubstanz an und für sich nicht so lebensschwach ist, als man meinen möchte.

Im übrigen, glaube ich, müssen wir verzichten, solche Ausblicke weiter zu verfolgen, und uns genügen lassen, daß wir bei höherstehenden Warmblütern, die sonst nicht so leicht zur Eingliederung in einfache Gesetze sich eignen, eine Erklärung der Lebensdauer gefunden haben. Langlebigkeit steht aber zweifellos auch mit der Entwicklung der Intelligenz in einem gewissen Zusammenhang. Von der Bedeutung des Warmblütertums überhaupt für die geistige Entwicklung habe ich schon gesprochen und den Wert in der Gleichmäßigkeit der Perzeption der Sinneseindrücke, gleichmäßiger Erinnerung und ähnlichen Funktionen gesucht.

Langlebigkeit eines Warmblüters bedeutet aber auch die Ausdehnung der Kenntnisse und Wahrnehmungen, die den Grundstock weiterer, geistiger Verarbeitung bilden. Die lange Jugend, die späte somatische Ausbildung des Körpers, die frühzeitige Entwicklung des Gehirnes sind alles Momente, die die besondere Stellung des Menschen in intellektueller Hinsicht nur begünstigen können.

### XIII.

#### **Beziehungen dieser Gesetze zu den Lebenserscheinungen im allgemeinen.**

Wenn nunmehr die zahlenmäßige Begrenzung der Jugend, wie der Lebensdauer feststeht, so liegt es nahe, zu versuchen, wie sich andere biologische Erfahrungen über die Lebenserscheinungen mit den energetischen Gesetzen in Zusammenhang bringen lassen.

Mit der Befruchtung beginnt die Zellteilung, sie verlangsamt sich allmählich, steht schließlich still, dann folgt nach kürzerem oder längerem Gleichgewicht der Masse des Körpers der Tod. Es findet eine allmähliche Degeneration der physiologischen Eigenschaften der Zellen statt, die sich in ihren Funktionen äußert. Denn während der ersten Zeit der Teilung besitzt die lebende Substanz die Fähigkeit des Wachstums und die Anlage zur Bildung der Organe — die Einzelligen ohne geschlechtliche Differenzierung behalten diese Eigenschaft dauernd bei —; sobald aber die Zelle Teil eines

bestimmten Organs geworden ist, hat sie die Fähigkeit zur Bildung eines anderen Organs verloren; sie besitzt also an Wachstumsqualitäten weniger als ein einzelliges Wesen — schließlich verliert die lebende Substanz im allgemeinen die Teilfähigkeit und ersetzt nur mehr zugrunde gegangenes Material.

Nur einzelnen Zellgruppen ist die Teilfähigkeit dauernd erhalten, weil sie allezeit unvermeidliche Verluste im Organismus zu decken haben, wie den Zellen des Markes, den Blutzellen, den Epidermis- und Epithelzellen; anderen ist ein Rest von dem mehrungsfähigen Plasma geblieben, das bei Verletzungen die Regeneration besorgt, wie den Muskelzellen, noch ausgeprägter den Leberzellen, während die Ganglienzellen die Regenerationsfähigkeit vollständig einbüßen. Bei der großen Bedeutung, welche die Kernsubstanz für die Erhaltung der Größe der Zellen und für den Akt der Teilung, für die Vererbung besitzt, liegt es auf der Hand, vor allem diesen Wandel der Eigenschaften auf Veränderungen des Kernes zu beziehen; auf eine nähere Besprechung der morphologischen Seite dieser Fragen muß ich an dieser Stelle verzichten. (S. bei Richard Hertwig, Über den Chromidialapparat und Dualismus der Kernsubstanz. München 1907, S. 15.)

Die mit fortgesetzter Teilung der Zellen einhergehende Degeneration der lebenden Substanz bzw. des Kernes kann jedenfalls vom morphologischen Standpunkt aus als eine sicher gestellte Tatsache angesehen werden.

Nur von der Befruchtung und den dabei ein-

tretenden Umformungen des Kerns und Protoplasmas kann eine Neubelebung ausgehen.

Der Gedanke, daß vor allem das durch die Befruchtung eintretende Wachstum als Akt der Verjüngung aufzufassen sei, ist so allseitig anerkannt, daß darüber nur wenig zu sagen bleibt. Da wäre vor allem an die Experimente von Maupas zu erinnern, der zeigte, daß Protozoen sterben, wenn man sie längere Zeit hindurch an der Konjugation verhindert. Man sagt, die Verjüngung sei überhaupt der Zweck der Befruchtung; auf diesem Boden stehen Bütschli, Engelmann, v. Beneden, Maupas, Spencer, Bühler (Biol. Zentralbl. XXVI. 1906, S. 769), Janiki sagt: „Ich komme zu dem Schluß, daß durch den Akt der Befruchtung den neuen Organismen etwas verliehen wird, was den alten im Leben abhanden kam, eine molekulare Konstitution der Bauelemente.“ (Biol. Zentralbl. 1904, S. 65, 81, 113.)

Dieser Grundgedanke findet sich auch genauer präzisiert bei R. Hertwig, nach dessen Anschauungen die abgenützte Lebenssubstanz durch die Befruchtung reorganisiert wird. Bei rein autogenen Zellenvermehrungen entstehen Störungen. Die Befruchtung arbeitet der sonst sich ausbildenden Kernhypertrophie entgegen.

Roux betont die Unregelmäßigkeiten, die bei der gewöhnlichen Zellteilung unvermeidlich seien und das Verhältnis von Chromatin und Achromatin verschieben. Die Verschmelzung der Individuen gleicht den Defekt ab. Schaudinn läßt durch die Befruchtung die sonst gegebenen männlichen und weiblichen Extreme der Entwicklung wieder beseitigen. Es ist

freilich durch Jacques Löb gezeigt worden, daß manchmal bei Eiern einfacher Organismen, die sonst befruchtet werden müssen, durch künstliche Eingriffe auch ohne Spermatozoiden die Entwicklung hervorgerufen werden kann; auch hat man gesehen, daß Plasmastücke des Eies durch die Kernsubstanz des Spermatozoiden allein zur Teilung kommen. Das sind aber nicht immer Prozesse, die zur Reife der Tiere führen, geschweige denn zur wirklichen Fortpflanzung.

Bei den einzelligen Organismen läßt sich der lebensfördernde Einfluß der Teilung zeigen. Bei den einzelligen Wesen, die sich durch einfache Teilung fortpflanzen, gibt es, so sagt man, keinen Tod, jedes neugebildete Wesen ist in gleicher Weise wieder tauglich zum Leben.

Dieses Verhältnis wird nach Beobachtungen, die ich an Hefezellen angestellt habe, ein anderes, wenn man die Zellen zwingt, ohne Wachstum zu leben. Man kann ihnen dieselbe Nahrung bieten, mit der sie sonst wachsen könnten; kommen sie aber nicht zur Vermehrung, so altern sie und gehen in wenigen Tagen zugrunde. Nur das Wachstum, die Umformung und neue Mischung der Materie ist der Urquell des Lebens, nur sie können die Folgen einer einseitigen Lebensäußerung, wie der Kraftwechsel eine ist, beseitigen. Wir haben es beim erwachsenen Warmblüter mit ausgewachsenen Zellen zu tun, welche ihr Teilungsvermögen weder äußern, noch äußern sollen. Das Ausgewachsensein ist kein Gleichgewichtszustand im Sinne Weismanns, kein allgemeines Zugrundegehen der Zellen unter

fortwährender Neubildung. Nur mit quantitativ sehr beschränkten Ausnahmen findet beim Erwachsenen noch wirkliche Zellbildung statt. (S. o S. 148.)

Wie der postulierte Akt der Degeneration des Kernes im einzelnen verläuft, darüber wissen wir bei den Säugetieren, soweit mir bekannt, nichts Näheres.

Im Lichte der morphologischen Forschung hat aber die Annahme einer durch fortgesetzte Lebens-tätigkeit bedingten Schädigung der Kernsubstanz unter Verlust des Wachstumsvermögens durchaus ihre Berechtigung.

Ich möchte aber noch auf einen andern Gesichtspunkt das Augenmerk lenken, der die Degeneration des Kernes im Hinblick auf dessen Unvermögen zu weiterer Teilung erklären könnte und vielleicht nur erneuter Prüfung auf seine Berechtigung bedürfte. Daß sich der Verlust der Funktion der Teilungsfähigkeit auch in dem materiellen Aufbau des Kernes ausdrücken muß, liegt auf der Hand.

Man könnte daher daran denken, daß schon vor Erreichung des Endes der Jugendzeit Kernteile, welche diese Funktion der Teilung zu vollführen haben, dahin abgeschoben werden, wo sie bestimmt sind, ihre Eigenschaften wieder verwerten zu können, nach den Fortpflanzungsorganen.

Ob wir nun diesen Termin der Trennung von Wachstumspotenz und Kraftwechsel als etwas einfach in der Organisation Liegendes betrachten wollen, oder ob die lebende Substanz der Zellen des Körpers nach einer gewissen energetischen Leistung das Wachstumsprinzip leichter an die Geschlechtsdrüsen abgibt, mag unentschieden bleiben. Es können auch recht wohl

beide Momente zusammenwirken und die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen auf diese Abnahme der Leistung der Biogene abgestimmt sein.

Indem ich diese Anschauungen entwickle, möchte ich nur versuchen, dem energetischen Wachstumsgesetz, wie wir es oben kennen gelernt haben, eine detailliertere Erklärung zu geben. Ich bin mir auch bewußt, hier eine Frage zu streifen, die nicht vor mein Forum gehört, und gebe auch nur der Erwägung anheim, ob man aufs neue einer derartigen Gedankenrichtung nachgehen will, wie sie wohl von Darwin zuerst ausgesprochen worden ist. Einer solchen Pangenesehypothese scheint im Wege zu stehen die frühzeitige Anlage der Geschlechtszellen. Nägeli hat die Pangenese Darwins als unmöglich zu erweisen gesucht, weil zu viel Stoffe in das Erbe übertreten müßten. Ich halte Nägelis Einwände aber nicht für stichhaltig, da natürlich nicht jede Zelle in einem Akte ihren Beitrag für die Wachstumsprodukte abgibt, sondern weil dies allmählich nach Maßgabe der weiteren Ausbildung der Fortpflanzungsprodukte geschehen kann.

Die Anlage der Geschlechtszellen geschieht manchmal schon sehr frühzeitig. Boveri hat gezeigt, daß früh im Embryonalleben ein Teil der Eibsubstanz als Grundlage für das spätere Ei zur Seite getan wird. Diese kleine Masse muß natürlich später sehr zunehmen. Bei *Askaris megalocephala* zeigen sich bei der erstmaligen Teilung des Keimes zwei Zellen, deren eine die Urmutter sämtlicher Sexualzellen wird. (Teichmann, Fortpflanzung und Zeugung. Stuttgart 1907, S. 45.) Oft entstehen die Sexual-

zellen, wenn die Entwicklung des Individuums schon weit vorgeschritten ist; doch meint man, daß vielleicht die ersten Anfänge der Keimzellen nicht überall leicht aufzufinden seien.

Inwieweit die Geschlechtsprodukte eine spezifische Nahrung aus dem Körper erhalten, ist nicht bekannt. Von mancher Seite wird angenommen, daß ihnen von dem individuellen Leben nichts vererbt wird, andere Autoren lassen eine solche Möglichkeit zu. Eine solche Auffassung hat gewiß nichts Widersinniges, stehen doch die einzelnen Organe im Organismus in höchst merkwürdigen Beziehungen zueinander.

Damit wäre also eine Erklärung für die Begrenzung des Wachstums geschaffen, die, wie ich denke, plausibel erscheint.

Nun haben wir uns noch mit dem zweiten Teile unserer energetischen Wachstumsgesetze, mit der zum Tode führenden Konsumtion zu beschäftigen. Das Auftreten des Todes als eine innere Naturnotwendigkeit beruht, wie bekannt, auf seinem Zusammenhang mit der sexuellen Fortpflanzung.

Die sexuelle Fortpflanzung ihrerseits wird da zur Notwendigkeit, wo die Differenzierung in den Zellen selbst so weit vorgeschritten ist, daß durch einfache Teilung zwei gleichwertige Wesen nicht mehr entstehen können. Hier wird die Übertragung der „Anlagen“ absolut erforderlich. Die sexuelle Fortpflanzung ermöglicht also auch die Ausbildung der Organisation und Differenzierung der ganzen Individuen auf eine höhere Stufe.

Der Tod ist, vom biologischen Standpunkte be-

trachtet, nichts Zufälliges, also nicht mit der allgemeinen Sterblichkeit durch Kranksein identisch, sondern eine physiologische Notwendigkeit. Nur wenige Gelehrte sind der Anschauung, daß es einen physiologischen Tod nicht gäbe; Metschnikoff hat sich eine eigenartige Theorie des Todes zurechtgelegt (Die Natur des Menschen. 1904), welche die Bedeutung des physiologischen Todes unterschätzt. Der natürliche Tod, meint er, sei selten; der Greisentod werde durch Arteriosklerose bedingt, letztere sei sehr häufig eine Folge von Syphilis und Alkoholismus. Die senile Arteriosklerose fußt auf Vergiftung, bedingt durch Resorption von Bakteriengiftstoffen aus dem Darmkanal. Tiere, wie Vögel, die keinen kräftig entwickelten Dickdarm haben, sollen länger leben als die Säugetiere. Es ließe sich auch nachweisen, daß die Ganglienzellen im Alter durch Phagozyten (Neuronophagen benannt) angegriffen würden. Milchnahrung könne die gefährliche Art der Bakterienwucherung im Darne einschränken, auch gekochte Speisen sind in diesem Sinne gesundheitsförderlich.

Diese Anschauungen sind natürlich nicht ohne Widerspruch geblieben; so bestreitet Minot (l. c. S. 116), daß die Rolle der Phagozyten im Sinne Metschnikoffs ein primärer Vorgang sei; soweit von diesen Zellen Nervenzellen beseitigt würden, handle es sich um sekundäre Wirkungen. Es gibt auch Tiere (z. B. Parasiten), welche gar keinen Darm besitzen und, ohne durch Darmgifte gefährdet zu sein, zugrunde gehen. (S. auch die Kritik bei Ribbert, „Der Tod aus Altersschwäche“, Bonn 1908.)

Gedanken und Hypothesen über die Ursache

des physiologischen Todes sind so zahlreich in der Literatur zum Ausdruck gekommen, daß es kaum möglich ist, auch nur das Wesentlichere hier zusammenzufassen. Man sucht mit mehr oder weniger Glück nach Veränderungen in den alternden Zellen, nach Stoffwechselstörungen im weitesten Sinne des Wortes, und will solche Annahmen teils durch spekulative Betrachtungen, teils durch objektive Befunde stützen.

Bütschli sieht den Tod in der Abnahme eines Lebensfermentes, das bei Metazoen nur in den Geschlechtsorganen erzeugt werden könne, im übrigen Organismus aber verbraucht werde. Petzoldt (zit. bei Ribbert, S. 61) sucht die Todesursache und Veränderung der Zellen in der Aufnahme überschüssiger Nährstoffe, die sich im Körper anhäufen und zur Massenzunahme funktionell minderwertiger Gewebe führen, z. B. zur Vermehrung der Stützsubstanzen des Gehirns, zu übermäßiger Kalkablagerung. Perino (l. c. p. bei Ribbert, S. 62) läßt Nebenbestandteile der Ernährung sich im Körper anhäufen, welche schließlich als Gifte wirken, z. B. das Cholesterin. Maß (zit. bei Jickeli, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels. Berlin 1902, S. 128) hat gezeigt, daß das körnige Pigment der Niere, Nebenniere, Leber, des Hoden, im Herzen usw. mit dem Alter zunehme, und meint daher, der Tod sei schließlich eine Selbstvergiftung. Jickeli hat sogar die Störung des Stoffwechsels nicht nur als Ursache der ungleichen Lebenslänge überhaupt, sondern auch als allgemeines Prinzip der phylogenetischen Veränderung, Entwicklung und Rückbildung ange-

sprochen; er legt der Summierung von Stoffwechselprodukten im Körper entscheidenden Wert bei.

Minot (l. c. S. 523) sieht die Verjüngung in der Zunahme der Kernmasse, das Alter in dem Überwiegen des Protoplasmas als Folge der Zelldifferenzierung.

Ribbert behandelt eingehend die Frage, unter welchen pathologischen Formen man sich den schließlich eintretenden Tod vorstellen kann oder soll. Altersveränderungen kennt man schon lange; es ist auch begreiflich, daß mit der Abnahme der funktionellen Leistungen der lebenden Substanz eine Reihe mikroskopischer Veränderungen wahrnehmbar sind. Wenn auch diese Vorgänge mit der Frage der Lebensdauer als erklärendes Moment nicht zusammenhängen, insofern sich unser Interesse auf den Zeitpunkt des Eintritts solcher Altersvorgänge beschränkt, so will ich doch darauf eingehen, weil ja die Frage, ob alle Organe zur selben Zeit oder eins zuerst sterbe, aufgestellt worden ist.

Ribbert hat sich vor kurzem zu diesem Thema geäußert, er analysiert zunächst die Erscheinungen des Alters.

Die Alterserscheinungen bestehen im allgemeinen in einer Atrophie der Organe; dies gilt auch für das Herz (Ribbert, S. 48), die Muskelfasern des Herzens werden stark pigmentiert. Die Arterien verlieren auch ohne arteriosklerotische Erscheinungen an Elastizität und Kontraktilität. Die Arteriosklerose ist an sich nicht unbedingt mit dem Alter verknüpft, wenn sie auch häufig komplizierend hinzutritt. Die Leber nimmt auf die Hälfte ihrer Masse

und mehr ab, die Zellen sind klein und enthalten gelbbraune eckige Pigmentkörnchen. Ähnlich reduziert sind die Nieren, besonders atrophisch sind die Tubuli contorti, die Schaltstücke; Magen und Darmkanal zeigen dünne Schleimhaut und Muskularis und kleine Drüsen; die Lungen nehmen ab unter Bildung des senilen Emphysems; die kompakte Substanz der Röhrenknochen wird vom Periost und vom Mark aus dünner, die Spongiosa büßt an Stützmasse ein. Die Brüchigkeit ist größer als nach der Massenabnahme der Knochen zu erwarten wäre, was auf andere Bindung in Kalksalzen schließen läßt. Das Bindegewebe schwindet weniger, es überwiegt daher im ganzen Körper, es ist dichter und zäher. Das Gehirn wird kleiner, die Furchen klaffen, die Gehirnventrikel erweitern sich. Bei dem einen sieht man mit sechzig Jahren, bei anderen erst mit 90 Jahren diese Veränderungen. Auch Pigmentierung ist recht erheblich bei den Ganglienzellen, welche kleiner werden.

Ribbert glaubt nicht, daß das Herz durch seine Abnahme die primäre Ursache dieser Veränderungen sei (S. 57); auch nicht die Gefäßveränderungen seien als solche aufzufassen (S. 58).

Ribbert weist auf die besonders in Herz und Gehirn auftretenden Pigmentkörnchen hin, die in den ersten Jahrzehnten fehlen; sie (S. 67) sind „offenbar Gebilde, die als langsam sich anhäufende Stoffwechselprodukte anzusehen sind“. Schlacken also, die als Resultat des Verbrennungsprozesses des Protoplasmas entstehen und nicht ausgeschieden werden können. Sie stören rein mechanisch oder sind an Zellgranula gebunden. Die Körnchen können nicht

die Residua von Krankheitsprozessen sein, sie sind vorhanden, noch ehe die Verkleinerung der Zellen beginnt.

Doch meint Ribbert, daß neben dem Pigment auch die Zwischensubstanzen mit zunehmendem Alter den mechanischen funktionellen Aufgaben nicht mehr gewachsen sind. Das Bindegewebe verliert seine für die Fortbewegung der Lymphe nötige Spannung; das Blutgefäßsystem büßt seine Elastizität der Wandungen ein, die Neuroglia wird zäher usw. Die Veränderung, meint Ribbert, könne bei diesen Substanzen, wie bei toten Stoffen, durch die dauernde Inanspruchnahme sich herausbilden; in letzter Linie muß natürlich die Ursache der Veränderung in der Stoffwechseländerung der Zellen, die das Bindegewebe zu versorgen haben, liegen. Immerhin für Nahrungszufuhr und -abfuhr kann die Veränderung z. B. der Gefäße sekundär von Bedeutung sein.

Die starke Verminderung gerade der wichtigeren Organe wie des Gehirns, sucht Ribbert noch besonders klar zu legen. Diejenigen Zellen bewahren die größte Lebensfähigkeit, die sich in Struktur und Anordnung am wenigsten von dem Charakter des Epithels entfernen; stark verändert werden Bindegewebszellen, Muskelzellen, Ganglienzellen, wie Merkel zuerst ausgesprochen hat. Die epithelialen Elemente haben die Fähigkeit, sich zu teilen, Muskelzellen, Ganglienzellen sind stabil. Die dauernde Teilung hält zweifellos jung. „Mit den Zellen, die von freien Flächen abgestoßen werden, wird immer ein Teil des sich verändernden Protoplasmas entfernt.“

Die Ganglienzellen sind am gefährdetsten, weil sie so frühzeitig stabil werden. Geistige Regsamkeit soll die Altersatrophie später bemerkbar machen. Auch Übung des Geistes, Sorge für bessere Nahrungszufuhr und -abfuhr der Stoffwechselprodukte. Greise, die ihr regelmäßiges Amt verlassen, versagen bald. Ribbert stellt die Gehirnveränderungen in erste Linie und sieht im physiologischen Tod einen Gehirntod.

Die vorgetragenen Anschauungen haben zweifellos manches für sich und suchen auf dem Boden objektiver Beobachtung zu bleiben; es wird aber nötig sein, vergleichend pathologisch die Untersuchungen auch an Tieren weiter zu führen.

Alle eben besprochenen Anschauungen über die Todesursache können uns über den wesentlichen Punkt, den meine Untersuchungen ergeben, über das wichtige zeitliche Moment, über die Dauer des Lebens selbst keinerlei Auskunft erteilen.

Die endgültige Todesursache hätte für die vorvorliegende Frage nur Interesse, wenn aus ihr etwas über den zeitlichen Faktor entnommen werden könnte.

Es ist einleuchtend, daß bei einem so merkwürdigen gesetzmäßigen Verhalten der lebenden Substanz, wie es sich in dem energetischen Gesetz der Lebenslänge ausdrückt, doch tiefere Gründe, die in dem Wesen der letzteren fußen, vorausgesetzt werden müssen. Die vorliegenden Zahlen des energetischen Gesetzes würden annähernd der Vorstellung entsprechen, daß die lebende Substanz nur eine begrenzte Zahl von Lebensaktionen der Zerstörung

von Nahrungsstoffen ausführen kann, der schließlich eine vollkommene Erschöpfung folgt. Bei kleinen Tieren ist die Summe dieser möglichen Leistungen schnell, bei größeren erst in langen Zeiten erreicht.

Die Möglichkeit des Versagens der lebenden Substanz durch Erschöpfung hat für eine laienhafte Auffassung nicht die geringste Schwierigkeit. Man denkt an die Erscheinungen des Alterns aller Wesen und hat die „Ursache“ erkannt. Will man aber über eine solche Umschreibung von Tatsachen hinauskommen, so ist die Aufgabe gar nicht so leicht.

Die Lebensarbeit des erwachsenen Körpers besteht in der energetischen Funktion, in der materiellen Funktion und in der Rekonstruktion; an einer der drei Stellen kann also das definitive Versagen der Arbeit eintreten, alle drei Vorgänge sind genau aufeinander abgestimmt. Mit dem energetischen Verbrauch hängt quantitativ der materielle, mit diesem quantitativ der Wiederersatz zusammen.

An welcher Stelle und in welcher Weise kann die Schädigung eintreten, die zum Ende führt?

Mir scheint es am wahrscheinlichsten, daß der Tod in der Vernichtung des letzten Restes der die Rekonstruktion bedingenden Elemente besteht.

Greifen wir auf unsere ersten Schilderungen der Lebensarbeit zurück, so haben wir da neben dem energetischen Vorgang die Notwendigkeit materieller Zufuhr — Eiweiß oder Derivate desselben — kennen gelernt, die als Ersatz der Abnutzungsquote erforderlich sind.

Die Abnutzungsquote des Eiweißes habe ich

als jenen Teil des Körpereiweißes betrachtet, der bei verschiedenen materiellen Funktionen verbraucht wird. So gehen Zellen zugrunde, die ersetzt werden müssen, wie Blutzellen, Epidermis, Epithelzellen, Haare; ferner haben wir Sekretionen nach dem Darm, innere Sekretionen; daneben findet sich aber immer ein Zugrundegehen lebender Substanz in Abhängigkeit vom energetischen Verbrauch selbst.

Der Zerfall der lebenden Substanz bei der Abnützung ist ein anderer als der bei der Spaltung durch Fermente im Darmkanal, da Eiweiß, durch letztere gespalten, wieder synthetisiert werden kann; „Abgenütztes“ kann weder beim Warmblüter, noch auch bei der Hefe zum Wiederaufbau benutzt werden. Es kann verbrannt, aber nicht wieder belebt werden.

Das zu Verlust Gegangene muß wieder aufgebaut werden; wenn es lange an Nahrung fehlt, so geht sogar sehr viel von der lebenden Substanz zu Verlust, bis zur Hälfte des ganzen Zellinhalts, Kernbestandteile wie Protoplasma. Die maximalste Füllung der Zellen nennt man den optimalen Ernährungszustand (Euexie).

Die Rekonstruktion ist ein von dem Wachstum völlig zu trennender Vorgang. Eine Zelle kann ein großes Rekonstruktionsvermögen und ein kleines Wachstumsvermögen haben. Ersteres reguliert die Zellernährung, letzteres die Zellvermehrung. Von Jugend auf besteht die Rekonstruktion neben der Wachstumsfähigkeit und hält sich, wenn diese schon erloschen ist. Die Rekonstruktion erzeugt stets nur Gewebe von der augenblicklich im Kör-

per vorhandenen Lebenseigenschaft. Es ist durchaus irrig, ihr, ähnlich dem Befruchtungsvorgang, einen verjüngenden Einfluß zuzuschreiben.

Eugen Schulz sucht neuerdings zu beweisen (Umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Leipzig 1908), daß durch einen Abbau, wie er z. B. beim Hunger erfolgt, die Zellen wieder embryonaler würden und neue Wachstumskraft erhielten, und wenn er bei den höheren Tieren auch nicht allen Zellen diese Verjüngung zuteil werden läßt, so nimmt er sie doch für eine große Zahl an. Auf den Warmblüter hat diese Theorie jedenfalls keine Anwendung zu finden, wir kennen keine Tatsachen, die den periodischen Hunger als Verjüngungskraft ansprechen lassen.

Nahrungsentziehung und Verfall der Körpersubstanz ist ein gefährlicher Vorgang für den Warmblüter. Verjüngende Kraft hat der Hunger nicht, nur Einfluß auf die Geschwindigkeit der Rekonstruktion (Rubner, Das Problem der Lebensdauer. I. c. S. 32, 55, 117. Ges. d. Energieverbrauchs, S. 260.)

Eine verjüngende Kraft läßt sich für die Warmblüter aufs bestimmte widerlegen; nährt man nach Hunger den Organismus, so hat er genau dieselben energetischen Leistungen, wie er sie vor der Abhungerung besaß. Das Neuangelagerte erhält also nur die Eigenschaften wieder, die das Überlebende sich erhalten hatte. Die ausgewachsene und alte Zelle ergänzt nur bestehende Lücken mit gleichem Material und gleichen Eigenschaften. Wenn die Rekonstruktion verjüngen könnte, so wäre alternieren-

der Hunger und Eiweißkost ein Mittel, ewig jung zu bleiben, wogegen alle Erfahrung und das Experiment spricht. Würde die Rekonstruktion verjüngende Kraft haben, so würden wir überhaupt nicht altern, denn die regelmäßige Abnutzungsquote, von gelegentlicher Unterernährung, mit der man stets rechnen muß, ganz abgesehen, ist so groß, daß offenbar während des Lebens der größte Teil der Bionten erneuert worden ist, auch wenn nur ein Teil der Abnutzungsquote wirklich, wie anzunehmen, auf Vernichtung der Bionten beruht. Wenn bei den Tieren schätzungsweise pro Kilo Substanz 192 000 kg Kal. umgesetzt werden, so beträgt die Abnutzung davon 4 Prozent = 7680 kg Kal., während der ganze Verbrauchswert von einem Kilo Lebenssubstanz noch keine 1500 kg Kal. ausmachen würde.

Die Zelle zeigt die Tendenz, bei entsprechenden Ernährungsbedingungen einen optimalen Ernährungszustand zu erreichen; je herabgekommener sie ist, desto geschwinder erfolgt dieser Ersatz. Es muß also in der Zelle ein sehr widerstandsfähiges Element geben, das dieser Rekonstruktionsaufgabe vorsteht. Wir werden auf dieses geführt, wenn wir die Hungererscheinungen morphologisch verfolgen. Hierüber sind wir ausreichend gut unterrichtet. Der Hunger erzeugt in der Hauptmasse der Organe keine Abnahme der Zellenzahl, aber wohl eine solche ihres Inhalts; nur sind die einzelnen Organe ganz ungleich gefährdet. So bleibt z. B. das Gehirn und Nervensystem so gut wie ganz intakt, desgleichen das Herz, stark werden Muskeln, Drüsen, vor allem die Fettzellen mitgenommen.

Auch über die Art und Weise dieser Störungen in einer solchen betroffenen Zelle können wir uns ein Bild machen, es sind hier die Untersuchungen an Protozoen besonders wichtig. (Wallengreen, Zeitschr. f. allgem. Physiol. I, S. 67.)

Wallengreen hat hungernde Paramäcien untersucht. Wie bei den Warmblütern zerfällt auch hier Kern und Protoplasma.

Das Kernkörperchen ist nach Wallengreen der einzige Teil des Makronukleus, der sich bis ans Ende der Hungerperiode unverändert hält, der Mikronukleus zeigt überhaupt keinerlei destruktive Veränderung. Kern und Protoplasma werden nach der Hungerperiode wieder aufgebaut.

Somit liegt der Gedanke nahe, daß Kernteile, wie Protoplastenteile nicht alle ganz gleicher Funktion sind, sondern einige unter ihnen den Aufbau und die Rekonstruktion betreiben.

Dieser Aufbau vollzieht sich morphologisch ganz anders wie Wachstum, aber auch physiologisch anders. Zeitlich z. B. insofern eigenartig, daß zuerst nach starkem Hunger die Rekonstruktion schnell verläuft, daß große Rekonstruktion bei kleiner Wachstumsquote gegeben sein kann.

Es füllt sich jedesmal nur die Zelle, die Reaktion verläuft wie eine Fermentreaktion, die nach Anhäufung von Spaltprodukten selbst zum Stillstand kommt.

Dabei ist die Rekonstruktion sehr leistungsfähig; nichts hindert uns, beliebig oft hungern zu lassen und

wieder aufzubauen; es können so enorme Mengen Zellensubstanz neu entstehen.

Die Rekonstruktion erzeugt keine Substanz, die im gewissen Sinne jung ist, denn sonst müßte sich dies im Energieverbrauch und darin ausdrücken, daß die Rekonstruktionsgeschwindigkeit allmählich zunimmt; sie ist also überhaupt kein Wachstum, und die Substanz, welche diese Arbeit leistet, überträgt den Vollbesitz der eigenen Qualitäten nicht auf das Produkt, was der Inbegriff des Wachstums ist.

Kurz und gut, wir haben also nur bestimmte Qualitäten einzelner Zellteile vor uns, die ihr Können, d. h. die Neuerzeugung, nicht auf das Produkt ihrer Leistung übertragen.

Ich nehme also an, daß in der Zelle bestimmte Teile sind, welche lebende Substanz erzeugen, und zwar Bionten, die dann an solchen Stellen, wo Mangel durch Abhungerung oder Zerstörung entstanden ist, also sozusagen an freie Affinitäten angelagert werden. Daß nicht mehr entstehen, als zum optimalen Zustande der Zellen gehört, würde sich aus regulatorischen Eigenschaften des Kerns erklären können. Der Schwerpunkt liegt also, wie wir annehmen müssen, darin: das Wachstum, d. h. wirkliche Erzeugnisse gleicher Substanz mit gleichen Eigenschaften, wie die ursprüngliche war, hat aufgehört, die Regeneration ist ein Belebungs- und Schaffungsakt, der nur bestimmte Charaktere, Funktionsfähigkeit in materieller und energetischer Hinsicht erzeugt, nicht aber mehr, keine echten Nachkommen.

Der Begriff Abnützung ist uns somit faßbarer geworden. In dem Getriebe der ganzen Lebensvorgänge, dürfen wir uns nicht denken, daß alles fehler- und zufallsfrei verlief. Es wird vorkommen, daß wegen zufälligen örtlichen Nahrungsmangels ein Biont seine Tätigkeit nicht ausüben kann und infolgedessen zerfällt. Die Abnützung ist vorhanden, aber auch die Abhilfe: der Biont wird ersetzt. Betrifft der Vorgang aber eines der Biogene, das für den richtigen Bestand der Zelle zu sorgen hat, so haben wir einen Ausfall, der nicht mehr ersetzt werden kann.

Ein Schaden und Nachteil wird bei Vernichtung einzelner dieser Biogene nicht plötzlich auftreten; die restierenden werden ihre Funktion, wenn eine Anzahl von ihnen zerstört ist, erhöhen können, die Lücken füllen, indem sie neue Bionten liefern. Diese haben kein bestimmtes Alter, alt ist nur das Biogen, weil es seit dem Zeitpunkt des Ausgewachsenseins besteht. Aber schließlich, wenn die Zahl der letzteren zu sehr sinkt, wird es auch an Bionten mangeln. Die Zelle geht vom Optimum ihres Bestandes auf einen niedrigeren Stand über, und nun setzen die offenkundigen Alterserscheinungen ein.

So etwa könnte man sich aus dem bekannten und meßbaren Prozesse der Abnützung heraus das Zustandekommen einer inneren Konsumption, die zum Tode führen muß, denken, die zugleich mit der energetischen Lebensbegrenzung vereinbar ist.

XIV.

**Schlußbetrachtungen.**

Die vergleichende Naturgeschichte des Tier- und Pflanzenreichs, die paläontologischen Tatsachen, die Entwicklungslehre im engeren Sinne haben den Boden für Hypothesen gelegt, die unter dem Namen der Deszendenztheorie oder natürlichen Schöpfungsgeschichte große Bedeutung erlangt und durch die Polemik für und wider den Darwinismus und Monismus, durch den Kampf um die Stammesgeschichte des Menschen auch der Laienwelt bekannt geworden sind. Kein Naturforscher, wie seine Stellungnahme im einzelnen auch sein mag, wird sich der Macht der vergleichenden Tatsachen entziehen und einen Entwicklungsgang der organisierten Welt leugnen wollen.

Die natürliche Entwicklung der Geschöpfe und die offenkundige Verwandtschaft der Tiere, wie sie sich auch heute in Spezies gliedern, hat zur Voraussetzung, daß sie nicht allein in dem anatomischen Bau und den Lebensäußerungen sich nahestehen, sondern daß auch die inneren Vorgänge, die Zellen, die Lebensprozesse selbst sich mehr oder minder gleichen und einen typischen Entwicklungsgang aufweisen müssen.

Wenn wir also die Zellen der verschiedensten Tiere untereinander vergleichen könnten, so müßte man selbstredend auch eine natürliche Entwicklungsgeschichte der Zelle schreiben können; denn wenn die Tiere als Ganzes eine Umformung erfahren, er-

leiden auch die Teile eine solche. Heute sind wir nicht im entferntesten in der Lage, solch ein Unternehmen durchzuführen; bei den bestgekannten Organismen ist die Zellphysiologie der Organe ein unsicheres Gebiet und unzugänglich unseren Forschungsmitteln.

Setzt man an Stelle des Wortes Zelle die Erforschung biologischer Eigenschaften der Organismen, so ist das Studium einer solchen Entwicklung in greifbare Nähe gerückt; die Organismen als solche sind äquivalente biologische Werte, ob einzellig, ob vielzellig, ob aus homogenem Material oder differenzierten Zellen bestehend, so daß das, was wir an ihnen erfahren, unter sich vergleichbar ist.

Wer den Ausführungen aufmerksam gefolgt ist, wird gesehen haben, wie wir logischerweise durch die Beobachtungen der Lebensäußerungen der Organismen zu Schlüssen hinsichtlich der innersten Vorgänge in den Zellen geführt worden sind. Die Frage nach der Bewertung von Materie und Energie im Haushalt des Lebens hat uns bewiesen, daß wir hier einer Entwicklungsgeschichte der lebenden Substanz, der Grundmaterie alles Lebens gegenüberstehen.

Gewiß, noch ist nicht alles auf diesem Wege geklärt; manchmal sind wir noch gezwungen, über Unvollkommenheiten hinweg zu sehen. Das Lückenhafte liegt nicht in der Unmöglichkeit der Beweise als vielmehr in dem Umstand begründet, daß man bis jetzt die eminente Bedeutung, welche vergleichend physiologische Forschungen der energe-

tischen Verhältnisse, der mittleren Lebensdauer, der Tragzeit und ähnlicher Erscheinungen bei verschiedenen Organismen haben können, gar nicht geahnt hat. Was wissen wir nun über die Eigenschaften der lebenden Substanz, wodurch wir die Möglichkeit gewinnen, uns eine Vorstellung davon zu machen, daß eine allen gemeinsame Grundsubstanz sich zu verschiedenen Massen, mit verschiedenen energetischen und sonstigen Eigenschaften umgestaltet hat? Man wird da zunächst Antwort auf die Frage verlangen, was ist denn das Lebende im Gegensatz zum Toten, wie sieht das Lebende vom Standpunkt der Mechanik der Atome beurteilt aus? Man will auch wissen, wie denn der Anfang gewesen ist, von dem man die Entwicklung zu rechnen habe. In diesen beiden Punkten versagt unsere Kenntnis. Die Formel des Lebens kennen wir nicht, und wann der Forscher geboren wird, der sie uns entwickelt, wissen wir nicht. Was wir aber erkannt haben, ist trotz alledem nicht wertlos. Wir können eine Fülle von Angaben über die besonderen Eigenschaften der lebenden Substanz bieten, mehr als man bislang wußte. Unsere Stellung ist wie die des Chemikers, der eine Reihe von Eigenschaften eines Stoffes kennt, seine Reaktionen mit anderen Körpern, dem aber noch die Strukturformel seiner Substanz unbekannt ist. Die Unkenntnis der Stereochemie des Zuckers hat uns jahrzehntelang nicht gehindert, von seinen chemischen Eigentümlichkeiten eingehenden Gebrauch zu machen und seine Beziehungen zu anderen Körpern zu verstehen.

Auch wir müssen zunächst noch das Lebende durch seine Reaktionen charakterisieren, nur sind

unter diesen Reaktionen biologische Erscheinungen zu begreifen.

Es ist unverständlich, wie man in der Neuzeit immer wieder das Bestreben betont, das Lebende ausschließlich der Erscheinungsweise des Leblosen unterzuordnen und in dessen Formen zu zwingen. Wozu ist es notwendig, in infinitum nach Parallelen aus dem Gebiete der unbelebten Natur zu suchen? Auch wer das Walten an Kraft und Stoff gelten läßt, darf in dem Lebenden eine Naturerscheinung für sich sehen. Lebende Substanzen sind „Körper“ oder „Verbindungen“ besondrer Art, die deshalb auch ein eigenartiges Studium erfordern und ein ungeheures Arbeitsfeld, noch frisch bebaut, darstellen.

Es wäre denkbar, daß der Satz von der Erhaltung der Energie Geltung hätte auch für belebte Systeme, sagt Hertz, und daß dieselben dennoch sich unsrer Mechanik entzögen. (Prinzipien der Mechanik. Ges. Werke, III. Bd., S. 172, 256.)

Das Lebende reagiert auf Reize, es zeigt Reaktionen, wie jede andre aus Materie gefügte Verbindung; diese sind sogar sehr mannigfache und vor allem spezifische. Sie erschöpfen sich nicht in den Veränderungen durch Wärme- und Kälteeinflüsse oder den Umformungen, welche dem Organismus einverleibte Substanzen erfahren, und ähnlichen direkt dem Geschehen in der unbelebten Welt analogen Erscheinungen. Der komplizierten Konstitution der lebenden Materie entsprechen besondere Eigentümlichkeiten, welche andere Verbindungen gar nicht äußern können. Das Lebende zeigt Anlagen der Ver-

erbung, der Degeneration bei Nichtgebrauch von Funktionen, Hebung der Qualität durch Übung, Erinnerung, Reaktion auf mechanische Reize, auf Lichtwellen und auf elektrische Einflüsse, es zeigt blitzschnelle Umsetzungen und langsame, auf Jahre ausgedehnte und nach Hunderten und Tausenden von Generationen auftretende Akkommodationsvorgänge.

Die biologische Reaktion, die Reaktionen des Lebenden, sind Erscheinungsgruppen, die aneinandergefügt das Ganze geben, aber für sich selbst wieder so viel Einheit besitzen, daß sie akkommodierbar und transferierbar sind. Jede einzelne dieser „Reaktionen“ hat zweifellos ihre besonderen materiellen und energetischen Grundlagen, die sich immer weiter werden in die Einzelheiten auflösen lassen; ihr Studium ist aber auch an sich für den Biologen unentbehrlich. Neben den spezifischen Lebensreaktionen finden sich im Organismus natürlich zahllose Vorgänge, auf welche unsere anderweitigen Erfahrungen an unbelebten Stoffen sofort und in vollster Allgemeinheit anwendbar sind, so z. B. bei den vorbereitenden Arbeiten des Aufbaues der lebenden Substanz, beim Abbau der Spaltprodukte, bei der Resorption und Sekretion usw.

Für unsre Betrachtungen handelt es sich darum, aus der Vielheit dieser Erscheinungen diejenigen biologischen Eigenschaften der belebten Substanz herauszulösen, welche die gemeinsamen Grundlagen und die Vorbedingung und allgemeinsten Voraussetzungen des Belebteins sind, und hierüber kann man in der Tat schon heute Auskunft geben.

Ich bin davon ausgegangen, daß Kraft und Stoff

in der belebten Welt keine anderen Werte sind, wie in der unbelebten.

Gestützt auf diese bewiesenen Tatsachen, habe ich die Lebenserscheinungen in ihren Beziehungen zur Materie und Energie untersucht.

Materie und Energie der Nahrung sind für die lebende Substanz trennbare Dinge und werden auch, jede für sich, zu besonderer Funktion verwandt.

Die konsequente Scheidung der materiellen und energetischen Bedeutung der Nahrung hat sich als ein fruchtbares Mittel erwiesen, den Lebensvorgang in seine wichtigsten Grundprozesse zu zerlegen.

Wie auch Bakterien, Hefen, Wirbellose und Wirbeltiere in dem chemischen Aufbau ihrer Zellen, und deren spezifischer Lebenstätigkeit verschieden sein mögen, zwei Grundreaktionen, unlösbar verbunden, zeigt alle lebende Substanz. Zunächst den durch Energiezufuhr dauernd unterhaltenen Kreisprozeß, der mit Verlust von Energie durch Arbeitsleistung oder Wärmeproduktion endet. Daneben haben wir den fermentativ wirkenden Zustand der Bionten, der den Nahrungsstoff spaltet, die Energieübertragung auf die lebende Substanz unter gleichzeitiger Hemmung der Fermentäußerung, den Verlust an Energie und die Wiederkehr fermentativer Wirkung usw. als Einzelstadien dieses Kreisprozesses bezeichnet. Alles, was Lebensäußerung zeigt, hat diesen energetischen Prozeß als Voraussetzung, die ruhende, die arbeitende und die wachsende Zelle.

Diese Eigenschaft muß also auch jene lebende Substanz gehabt haben, aus der in der Entwicklungsreihe die weiteren Lebewesen sich herausgebildet haben. Der energetische Umsatz bei allen Nachkommen ist als Variation primärer Eigenschaften der lebenden Substanz zu betrachten und läßt sich tatsächlich nach Maßgabe unserer Erfahrungen unter den jetzt lebenden Tieren als eine Anpassung an bekannte Größen funktioneller Leistungen betrachten.

Wird irgendeine Zelle oder ein Organismus durch Variation der äußeren, uns bekannten Lebensbedingungen auf die gleiche Leistung im biologischen Sinne zurückgeführt, dann verläuft diese Lebensreaktion so gleichmäßig, so gleichsinnig, daß dieselbe Summe von Energie diese Arbeit bestreitet. Die Art der Arbeit, im Sinne der inneren Struktur der lebenden Substanz betrachtet, muß die gleiche sein, wie auch die Organdifferenzierung sein mag und wie sich die übrigen äußeren Formen und Lebenseigentümlichkeiten der verglichenen Organismen gestaltet haben mögen. Die innere Ähnlichkeit der Arbeit der lebenden Substanz ist eine viel weitergehende, als die äußeren Eigenschaften der Organismen.

Die energetisch arbeitende Gruppe ist ein untrennbarer Teil der kleinsten Lebenseinheit, der Bionten der einzelnen differenzierten Zellen.

Die ungeheuren Ungleichheiten im Energieverbrauch zwischen der stoffspaltenden Kraft einer Bakterienzelle und dem Umsatz der größten Säuger sind nur Variationen einer und derselben Reaktion, die

sich der durch die Existenzbedingungen verlangten Mehr- oder Minderarbeit angepaßt hat. Damit ist auch ausgesprochen, daß mit Bezug auf den energetischen Kreisprozeß nicht die geringste Schwierigkeit sich ergibt, eine gemeinsame Entwicklungsreihe und Verwandtschaft der verschiedensten Tierspezies anzunehmen.

In diesem energetischen Kreisprozeß von quantitativ so weitgehender Akkommodation liegt das Triebwerk des aktiven Lebens. Ehe die lebende Substanz nicht Energie aufgenommen hat, empfindet sie nicht, macht keine Wahrnehmung, sie sezerniert, bewegt sich und wächst nicht. Leben kann auch latent werden, es kann aber nur wieder geweckt werden durch Energieaufnahme und Funktionieren des Kreisprozesses, der eine Änderung der Molekular- und Atomgruppierung herbeiführt. Die Energiezufuhr ist also das Pneuma und der Archäus, die Anima der Vorstellungen der Alten. Die zweite Grundeigenschaft aller lebenden Substanz, soweit sie erforscht ist, besteht in einem ständigen Verlust N-haltiger Substanz, der auf ein Zugrundegehen lebender Substanz und auf Verlust durch Leistungen der lebenden Substanz (Sekretionen, Fermentbildung), bei denen Eiweiß oder ähnliches verbraucht wird, zurückzuführen ist. Die Reaktion zwischen materiellen und energetischen Funktionen ist, soweit man heute sehen kann, konstant; beide zusammen sind eben das Leben. Ein kleiner Bruchteil, etwa ein Fünfundzwanzigstel von der Gesamtenergie, die aufgenommen wird, genügt für die materielle Leistung des Lebensvorganges;

aber dieser winzige Bruchteil ist ebenso nötig, wie die große Masse des energetischen Bedarfs, denn ersterer ist eben die spezifische Organfunktion und die differenzierte Zellarbeit.

Als notwendiges Korrelat der fortwährenden Zerstörung lebender Substanz ist der Wiederaufbau einzelner Bestandteile zu betrachten, der von einzelnen Elementen der Zellen ausgeht, aber keinen echten Wachstumsprozeß darstellt, sondern nur die lebende Substanz einer Zelle auf gleicher Masse zu halten bestrebt ist: die Rekonstruktion.

Der Hauptaufwand, der im Leben gemacht wird, ist der für den kontinuierlichen Betrieb des energetischen Kreisprozesses. Das ist das wahre Äquivalent für das Belebensein überhaupt, für die Existenz aktiven Lebens und jene Masse der Energie, um welche das Belebte höher steht als der unbelebte Nährstoff.

In diesen eben geschilderten grundlegenden Vorgängen ist alles vereinigt, was wir als den einfachsten Lebensvorgang im sogenannten Gleichgewichtszustand betrachten können.

Auf der tiefsten Stufe des Lebens haben wir die Einzelligen, die mit außerordentlich großem Energieverbrauch ausgestattet sind, ein Urmaterial, aus dem sich recht wohl die weiteren Wesen haben entwickeln können.

Die Richtung, welche die Größe der Leistung in lebender Substanz bei weiterer Ausbildung von Lebewesen genommen haben muß, liegt klar zutage.

In der quantitativen energetischen Leistung wurden die Metazoen nicht auf eine höhere Stufe gehoben, im Gegenteil, das Wesentlichste, was sich weiter vollzogen haben kann, trägt den Charakter einer Einschränkung dieser urwüchsigen Zersetzungskraft der Einzelligen.

Die Momente, welche zu einer Veränderung der energetischen Umsetzung führten, sind relativ einfache.

Die größte Variation bedingt vor allem die Massenzunahme durch die der Energieverbrauch auf die mannigfaltigsten Stufen gestellt werden kann. Die Zunahme der Masse eines Organismus ist zweifellos ein maßgebender Fortschritt in der Entwicklung. Die Mehrzelligkeit findet sich schon periodisch bei Einzelligen durch gelegentliche Anlagerung. Hat sie gewisse Stufen der Masse erreicht, so zeigt sich durch Verminderung des relativen Nahrungsverbrauchs eine steigende Ökonomie der Nahrungsmittelverwendung und wahrscheinlich allgemein hierdurch auch das Prinzip der Lebensverlängerung.

Die höchste Stufe erreicht die Organisation bei den Warmblütern, hier besonders auch in intellektueller Hinsicht. Mit der gleichmäßigen Temperatur gelangen Perzeption und Empfindungen zu voller Gleichmäßigkeit der Leistungen und klimatischen Schwankungen steht der Warmblüter unabhängig gegenüber. Die Langlebigkeit wird das Unterpfand der Sammlung von individueller Erfahrung und Intelligenz.

Bei meinem Versuch, den allgemeinen Zusammenhang vom Kleinsten bis zum Größten zu erklären, bleibt manches ungelöst. Wenn es aber auch nur gelungen sein sollte, die Überzeugung zu festigen, daß wieder ein Stück des Mystischen, das unser Leben umgibt, gefallen ist, so wäre immerhin der Zweck meiner Betrachtung voll erreicht.

Und nunmehr noch zur Schilderung des Werdeganges des individuellen Lebens. Am einfachsten verläuft das Leben bei den Einzelligen ohne sexuelle Differenzierung; begrenzt ist bei ihnen die Zellengröße durch die Masse und Eigenschaften des Kernes. Die Menge des in der Zeiteinheit neugebildeten Zellmaterials aber wird bestimmt durch die energetische Leistung der lebenden Substanz und den Wachstumsquotienten. Bei Einzelligen ohne sexuelle Fortpflanzung ist der Wachstumsquotient, günstige Ernährungsverhältnisse vorausgesetzt, konstant; sie könnten daher die ganze Welt mit ihren Massen füllen.

Komplizierter ist die Entwicklung bei den sexuell differenzierten Zellen. Auch hier hängt die Zellgröße, die innegehalten wird, von der Kerngröße ab.

Das wichtigste Merkmal ist aber hier die Begrenzung des Wachstums, das Entstehen von Zellenagglomeraten von ungeheurer Ausdehnung, aber mit genau begrenzter Endgröße des Individuums.

Dieser Effekt wird erzielt durch ein mehr oder minder langdauerndes Massenwachstum, wobei der Wachstumsquotient nicht konstant bleibt, sondern eine fortwährende gleichartige Verminderung erfährt.

Die vielseitigsten Eigenschaften in biologischer Hinsicht hat die lebende Substanz nach der Befruchtung. Die Wachstumseigenschaft entsteht durch die Befruchtung. Bei den ersten Teilungen haben die Zellen das Material zur Anlage der Organe; die Organzellen aber haben nur Wachstumsfähigkeit für die spezifische Organbildung.

Die Fortpflanzungszellen sind bei den Warmblütern und wohl allgemein in ihren energetischen Leistungen den elterlichen Zellen annähernd angepaßt. Der Akt der Befruchtung hebt die Zellleistung dann auf einen maximalen Wachstumsquotienten, der nun seine Funktion durch Ansatz von lebender Substanz betätigt.

Der Befruchtungsakt wird also an sich schon ausschlaggebend für die ganze weitere Gesamtentwicklung des Organismus bis zu den reifen Tieren, wenn auch nicht ganz allein entscheidend, da hierfür noch ein weiterer Faktor mit herangezogen werden muß: die Intensität des relativen Energieverbrauchs. Da wir aber letztere immerhin in Abhängigkeit vom mütterlichen Organismus sehen, kommt der Befruchtung unter diesen Umständen doch die größte Bedeutung zu.

Das energetische Wachstumsgesetz leitet nach der Geburt die Tiere zu ihrer definitiven Größe. Der Kreislauf neuer Leistungen kann nach dem Fortpflanzungsakt beginnen.

Wie sich aus den kleinsten Uranfängen größere Formen bilden und wie sich diese auf bestimmte Größen beschränken, haben wir nunmehr auf die allereinfachsten Annahmen zurückführen können.

Die Degeneration der Wachstumssubstanz ist unvermeidlich. Nach der Jugendzeit beginnt der innere Verfall erst langsam, um später rascher weiter zu gehen. Jeder energetische Akt und Energieumsatz bringt das Wesen seinem Lebensende näher. Zur Zeit der menschlichen Pubertät haben wir ein Viertel, bei Schluß der Wachstumszeit ein Drittel der Leistungsfähigkeit der lebenden Substanz erschöpft.

Wir als Menschen stehen auch inmitten der Natur:

Gleich wie Blätter im Wald  
So des Menschen Geschlecht  
Dies wächst und jenes verschwindet. (Homer.)

Wir sehen rings um uns Vertrautes. Was um uns lebt, ist wesensgleich dem eigenen, ein großes Ganzes, ein Zusammengehöriges.

Wer will es bedauerlich finden, ein Teil dieser Welt des Lebenden zu sein! Stumm und still schreitet die Arbeit Tag und Nacht in der Werkstatt des Lebens weiter; hier formt sich ein Tier, dort eine Pflanze. In jedem kleinsten Wesen liegt nicht weniger der Wunderarbeit, wie im größten. Zwingt uns die Natur nicht wieder zu sich, wenn sich junges Leben hebt und mehrt, in froher Frühlingsfülle das Leben triumphiert und in Mitfreude an dieser schaffenden Gewalt uns neue Lebenslust und Hoffnung und Tatenlust beseelt. Wir sollen mit und in der Natur leben. Einmal wird es für uns alle Herbst und Winter. Wir fallen wie welke Blätter vom Lebensbaum; ein natürliches Ereignis und doch, wie sehr sträubt man sich, auch dieses Ende alles Lebens auf sich zu nehmen!

Was hat man auf diesem Gebiete sich nicht für verschiedene Mühe gegeben, um die Natur zu anderen Leistungen zu zwingen; aber weder Medikamente, Geheimmittel, Injektionen und abenteuerliche Kuren haben jemals Erfolg gehabt, noch werden sie je die Naturgesetze umstoßen.

Alle Mittel, alle Versuche unsere alternden Zellen mit verjüngender Kraft zu versehen, sind eitel; nichts kann den Verfall hemmen. Nur die Befruchtung vermöchte neues Leben zu schaffen. Diese Hilfe ist uns aber versagt, sie gilt nur den Fortpflanzungszellen, der neuen Generation, der Zukunft.

Wozu denn klagen um den unvermeidlichen Tod?

„Es ist des Menschen würdig, was im Laufe der Natur liegt, auch natürlich zu nehmen.“ (W. v. Humboldt.) Und haben wir denn als Menschen irgendeinen Grund, mit unserem Geschick unzufrieden zu sein? Wir teilen mit allen sexuell Differenzierten das Los der Sterblichkeit. Aber wenn wir unsere Existenz mit dem der uns doch sonst nahestehenden Säuger vergleichen, so sehen wir, daß unsere Lebensgrundlage eine außergewöhnlich bevorzugte ist, daß unsere lebende Substanz eine viermal so große Lebensfähigkeit besitzt, daß wir also einer erstaunlichen Langlebigkeit uns erfreuen.

Die Natur hat uns nicht nur den Tod gegeben, sondern auch die Fortpflanzungskraft; in den nachkommenden Generationen leben wir weiter verjüngt, aber auch zu allen Leiden und Freuden bestimmt, die uns zuteil geworden sind.

Jeder gibt von seiner geistigen Errungenschaft ein Erbe weiter; der eine durch Er-

ziehung und Belehrung oft nur im engen Kreise, der Mann der Wissenschaft, indem er, was er erworben, der ganzen Welt zum Geschenke bringt. In einem Kulturvolk stirbt kein Gedanke; im Gegenteil, indem er allen zu Gebote steht, wird das Erungene auf den geistigen Boden verpflanzt, der am geeignetsten zur weiteren Entwicklung ist. So wird alles Wissen stets neu geprüft, es gewinnt an Richtigkeit und Sicherheit.

Der geistige Fortschritt und die Erkenntnis der Wahrheit ist so sicherer gestellt, als wenn Alles nur engeres Erbe der Kinder wäre. Seien wir also dankbar für die Gabe der Natur, für unsere Langlebigkeit, und mögen wir stets bedenken, daß es in vielen Fällen nur an uns liegt, diese Gunst zu genießen, indem wir das Geschenk der Natur weise schonen und pflegen!

Das ganze Geheimnis, sein Leben zu verlängern, besteht darin, es nicht zu verkürzen. (E. v. Feuchtersleben.)

Geben wir der Gesundheitspflege, was zu geben nötig ist, dann wird das Leben arbeitsreich, froh, genußreich und lange sein. Und wenn dann die Sonne des Lebens sinkt, so werden wir sagen können: „Ich gehe froh zur Ruhe.“











